L 9605

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

Série C, Sciences de la Terre

TOME IX

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1961

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
L. Ginsburg, La faune des Carnivores Miocènes de Sansan (Gers)	1-190

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la Terre

TOME IX

L. GINSBURG

LA FAUNE DES CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN (Gers)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1961

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C. Sciences de la Terre. Tome IX. — Pages 1 à 190

LA FAUNE DES CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN (Gers)*

par
L. GINSBURG

AVANT-PROPOS

Depuis longtemps M. le Professeur J. Piveteau, Membre de l'Institut, projetait de faire reprendre un jour l'étude de la faune de Sansan qui n'avait pas été l'objet d'un travail d'ensemble depuis l'ancienne étude de Filhol, en 1891. C'est lui qui conseilla pour moi en 1952, comme sujet de thèse, la révision d'une partie de cette faune. Je lui dois ma profonde reconnaissance pour m'avoir confié un si beau sujet et pour m'avoir toujours soutenu, conseillé et encouragé au cours de ces premières années de recherches.

Le présent travail a été entièrement préparé au Muséum National d'Histoire Naturelle où, dès le premier jour, M. le Professeur C. Arambourg m'a très aimablement accueilli dans son laboratoire et a mis à mon entière disposition les collections de la Galerie de Paléontologie.

J'ai trouvé ensuite auprès de M. le Professeur J.-P. Lehman la même compréhension large et ouverte et je dois à son soutien actif d'avoir pu mettre sur pied si rapidement ce mémoire. Dans le même laboratoire, M. l'abbé R. Lavocat, après m'avoir engagé à suivre la voie de la Paléontologie, m'a aidé à mes débuts et n'a cessé depuis de me prodiguer ses plus vifs encouragements.

Toujours au Muséum, M. le Professeur J. Millot et le Dr J. Anthony m'ont donné toutes facilités de travail au Laboratoire d'Anatomie Comparée. J'ai pu ainsi, en guise d'introduction à la Paléontologie, disséquer pendant près d'un an des animaux actuels.

Je suis redevable aussi à tous ceux qui m'ont aidé de quelque manière à pénétrer plus avant dans la connaissance des faunes de Carnivores fossiles, en me facilitant l'accès des collections dont ils avaient la charge, en me faisant profiter de leur savoir et de leur expérience ou même en me faisant simplement part de leurs idées, de leurs convictions, voire de leurs

* Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique.

Source : MNHN, Paris

doutes et de leurs incertitudes. Et c'est d'abord M. le Professeur J. Viret qui m'a toujours accueilli à Lyon, dans son laboratoire de l'Université ou au Muséum, avec la plus grande bienveillance. Sa conversation éclectique et ses conseils pleins d'enseignement ont été pour moi des plus précieux. Je citerai ensuite M. R. Hoffstetter, Maître de Recherches au Centre National de la Recherche Scientifique, le R. P. S. d'Assignies S. J. et M. D. Russel au Laboratoire de Paléontologie du Muséum de Paris, MM. R. Sabau et J. Lessertisseur au Laboratoire d'Anatomie Comparée du même Muséum, M. le Professeur G. Lucas, à la Faculté des Sciences de Paris, M. l'abbé de Lapparent et M. l'abbé P. Bordet, à l'Institut Catholique de Paris, M. le Professeur P. Lapadu-Hargues, à Clermont-Ferraud, et M. G. Astre à Toulouse. A l'étranger, où j'ai reçu partout un excellent accueil, ma reconnaissance va au Dr M. Crusafont-Pairo de Sabadell, au Dr J. Hürzeler de Bâle, au Professeur Tobien de Darmstadt, au Dr W. Issel d'Augsbourg, à M. le Professeur R. Dehm et à Mlle Th. d'Oettingen-Spielberg de Munich.

La majorité des dessins qui constituent l'illustration de ce travail sont dus au talent de Mlle Aude Vasseur. Les autres sont l'œuvre de M. Prévost. Les photos ont été exécutées par M. Mémin, au Laboratoire de Géologie de l'Ecole Normale Supérieure. Enfin, au Laboratoire de Paléontologie du Muséum, Mlle Ciotmet, Mlle Chevalier, Mme Broudel, Mlle Vrin, M. l'abbé Blot et M. Potiquet m'ont très largement et très généreusement apporté leur aide dans la réalisation matérielle de ce travail.

Que tous veuille bien trouver ici la part de gratitude qui leur est due.

Enfin, je tiens à remercier le Muséum National d'Histoire Naturelle qui m'a encouragé à mes débuts par une bourse de thèse, la promotion X21 de l'Ecole Polytechnique qui a pris à sa charge une partie des frais de photos de ce travail et le Centre National de la Recherche Scientifique qui, m'admettant au nombre de ses chercheurs, m'a permis pendant plus de cinq ans de me consacrer entièrement à la Paléontologie et m'a aidé par plusieurs subventions à illustrer comme il convenait cet ouvrage.

HISTORIQUE

Depuis sa découverte par Lartet en 1834, le gisement de Sansan et sa faune de Mammifères miocènes ont été l'objet d'une abondante littérature. Je ne retiendrai ici que les publications intéressant l'Ordre des Carnassiers.

Dans une lettre adressée en avril 1836 à Geoffroy Saint-Hilaire et lue par ce dernier à la Société Géologique de France, Lartet, qui fouilla la colline de Sansan de 1834 à 1847, signale déjà, à côté de nombreux Ruminants, la découverte d'un très grand Carnassier qu'il appela, provisoirement écrivait-il, *Amphicyon*.

Envoyés au Muséum de Paris, les matériaux recueillis par Lartet furent étudiés par Blainville qui préparait alors les magnifiques volumes de son Ostéographie. On trouve figurés dans cet ouvrage la belle mandi-

Source : MNHN, Paris

hule de la Loutre de Sansan, *Lutra dubia*, quelques dentitions incomplètes de divers Mustélinés, des restes de Machairodus et de *Pseudailurus quadriteulatus*, ainsi que diverses parties du squelette et de la dentition d'un très grand *Amphicyon major*. Très attaché au système de Linné, Blainville conservait de la notion de genre une acception très large qui correspondait à peu près à celle de nos Sous-Familles. Ainsi le Machairodus et le *Pseudailurus* de Sansan ne furent considérés par lui que comme des espèces particulières du genre *Felis*. La même fidélité aux idées du grand naturaliste suédois poussa Blainville à ne pas trop démembrer le genre *Ursus* de Linné et il groupa dans un même genre *Subursus* Blainville tous les animaux ressemblant aux Ours par un corps épais, une patte pentadactyle et une démarche lourde de plantigrade. C'est dans ces *Subursi*, à côté du Blaireau, des Coatis, du Raton-laveur et du Kinkajou qu'il plaça l'*Amphicyon major*, dont il avait fort bien entrevu le mode de vie.

Dix ans plus tard, Lartet publiait sa « Notice sur la colline de Sansan ». Dans la partie consacrée à la récapitulation des animaux découverts en ce lieu, il décrivit succinctement quelques nouveaux Carnivores, tels *Pseudocyon*, *Hemicyon*, *Hydrocyon* et *Taxodon*. Lartet projetait de reprendre et d'englober ce catalogue dans un ouvrage plus important que la vie ne lui laissa malheureusement pas le temps d'écrire.

Dans sa Zoologie et Paléontologie françaises (1818 et 1859), Gervais figura quelques nouvelles pièces et des types de Lartet. Il rangea *Amphycyon major* parmi les Canidés, rattacha chez les Ursidés *Hemicyon* à *Hyaenarctos* et sépara des Félins modernes le *Felis quadridentata* Blainville qu'il prit pour type de *Pseudailurus* Gervais.

Enfin Filhol, révisant tous les matériaux récoltés durant les fouilles de Lartet, de Laurillard, de Milne-Edwards, et ayant lui-même fouillé à Sansan, publia en 1891 une monographie complète des Mammifères du gisement consignant en particulier 17 espèces de Carnivores, réparties sur 9 genres.

Depuis, ce n'est qu'occasionnellement que des travaux ont porté sur les Carnivores de Sansan. Childs Frick, dans sa révision des *Hemicyoninae*, en 1926, a recensé tous les matériaux du Muséum de Paris relevant de ce groupe et Hürzeler, reprenant en 1945 un aspect de la même question, divisa l'*Hemicyon* Lartet en deux genres : *Hemicyon* Lartet Frick, forme de petite taille, et *Harpaleocyon* Hürzeler, forme de grande taille, que cet auteur n'était d'ailleurs pas certain d'être différent de *Dinocyon*. Marguerite Richard avait auparavant donné une liste complète des Mammifères de Sansan, d'après l'ouvrage de Filhol et les échantillons déterminés dans diverses collections.

Mais, peu après l'époque des travaux de Filhol, l'étude des Mammifères fossiles prit une orientation nouvelle. Les Paléontologistes ne se contentèrent plus dès lors de décrire simplement les espèces fossiles en soulignant leurs différences avec les espèces récentes mais s'attachèrent de plus en plus à retrouver les liens phylétiques reliant entre elles les différentes

Source : MNHN, Paris

formes fossiles d'horizons différents et de reconstituer des généalogies précises et véritables, alors que, du temps de Filhol, on se contentait, comme l'a souligné J. Viret (1929), d'esquisser à grands traits des arbres généalogiques, plus dans le but d'illustrer la thèse transformiste en montrant comment la transformation des espèces aurait pu s'effectuer, que dans celui de retracer l'histoire véritable de la vie. Ce travail de reconstitution de phylogénies exactes reposant nécessairement sur des analyses rigoureuses, les paléontologistes s'attachèrent désormais dans leurs descriptions, du moins dans celles des reliefs dentaires, à plus de précision et plus de minutie qu'on ne l'avait eu général fait auparavant.

C'est dans cet esprit que Teilhard de Chardin publia en 1915 une révision des Carnivores des Phosphorites du Quercy, que Stehlin donna une liste précise des Mammifères de Pontlevoy (1925), que J. Viret reprit l'étude de la faune de Saint Gérand-le-Puy (1929), puis plus spécialement celle des Carnivores des sables pliocènes de Montpellier (1939) et ceux de La Grive Saint-Alban (1929, 1933, 1951) tandis que Helbing entreprenait, entre autres, l'étude des Carnivores de la Milloque (1936) et de Steinheim (1929, 1936).

Plus récemment, R. Dehm a fait connaître une très importante faune de Carnivores provenant du Burdigalien inférieur de Wintershof-West, J. de Villalta et M. Crusafont-Pairo publient depuis 1911 les résultats de leurs recherches dans les séries continentales du Tertiaire espagnol et les paléontologistes autrichiens ont entrepris une mise au point moderne de leurs faunes de Mammifères miocènes. Les Carnassiers de Göriach ont été revus en 1919 par E. Thenius et ceux de Neudorf an der March en 1950 par H. Zapfe.

Un travail comparable restait à faire pour les Carnivores de Sansan. C'est cette lacune que le présent travail s'efforce de combler.

LA GENÈSE DU GISEMENT

La faune de Mammifères fossiles de Sansan provient de couches lacustres, d'âge helvetien, d'une petite colline située à l'Est de ce village. Lartet fit de ces couches une minutieuse description dans sa notice de 1851. Situés sous une mollasse d'eau douce formant le sommet de la colline, les ossements se rencontrent à la partie Nord de celle-ci dans des niveaux superposés de marnes grumeleuses et de calcaire marneux n'atteignant que quelques mètres d'épaisseur. La coupe est la même dans la partie Sud de la colline, mais il apparaît au milieu des couches fossilifères un important horizon de calcaire dur presque sans fossiles qui, à l'encontre des autres couches, se retrouvent dans les coupes de toute la région (cf. Crouzel, 1957). Ces couches ne sont pas parfaitement horizontales et Lartet signale qu'elles se relèvent vers le Sud comme pour former le bord de la cuvette d'un ancien marais, ou d'un petit lac. Selon

Source : MNHN, Paris

lui, les animaux terrestres dont nous retrouvons aujourd'hui les ossements auraient trouvé la mort sur les terres environnantes et leurs cadavres auraient ensuite été transportés par les eaux torrentielles jusqu'au fond de la dépression.

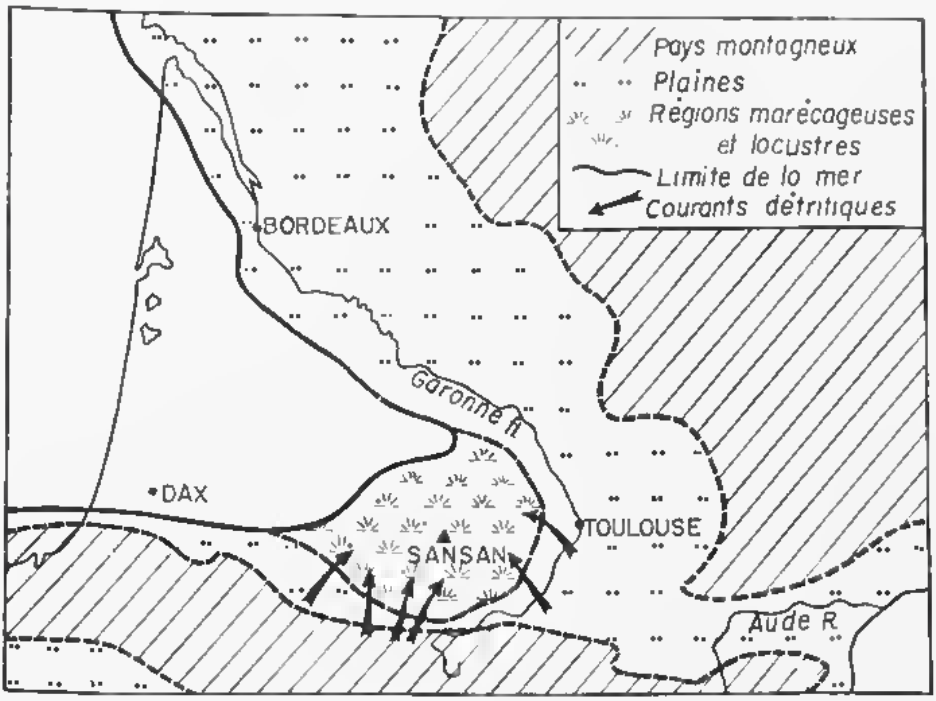


FIG. 1. — Carte paléogéographique du bassin d'Aquitaine à l'époque des dépôts de Sansan.

Cette hypothèse sur l'origine du gisement n'a pas été acceptée unanimement. D'après Lartet lui-même, d'autres géologues ont interprété les dépôts de Sansan comme les restes d'un immense lac qui recouvrait de ses eaux tous les terrains tertiaires du bassin d'Aquitaine. Les animaux aujourd'hui retrouvés à Sansan auraient donc vécu sur la bordure des pentes pyrénéennes et auraient été charriés sur près de quarante kilomètres par les eaux sauvages et les courants lacustres.

Filhol, qui a fouillé la colline de Sansan à plusieurs reprises, a fait sienne l'idée de Lartet d'un lac de dimensions restreintes. Il précise seulement que les différents cours d'eau venant se jeter dans ce lac devaient au moment de crues subites surprendre les animaux terrestres, les emporter et les déposer « en un point où il existait un remous ».

Enfin récemment F. Crouzel, qui a repris en détail l'histoire du Miocène continental du bassin d'Aquitaine, estime aussi que les Mammifères ont subi un certain transport, les ossements étant le plus souvent brisés et disloqués.

Source : MNHN, Paris

L'examen d'un plus grand nombre de faits m'a conduit à une interprétation toute différente. Au Sud de la Garonne, les terrains continentaux contemporains de la formation du gîte de Sansan se répartissent sur une surface totale de plus de 1.800 kilomètres carrés et F. Cronzel (1957) a montré qu'ils consistaient en étendues de sédiments fins (marnes et calcaires marneux) que traversaient, sensiblement du Sud au Nord, de longues traînées étroites d'éléments détritiques (cailloutis, sables et molasses) descendus des Pyrénées. Les marnes grumeleuses se sont déposées, nous explique Cronzel, au fond de marécages au voisinage des grands fleuves à crues saisonnières et alimentés, à partir de ces fleuves, par de petits chenaux temporaires. Au contraire les calcaires marneux auraient pour origine des dépôts purement lacustres. Comparant ces dépôts de lacs miocènes avec ceux formés actuellement au fond du lac de Neuchâtel, il arrive à la conclusion que le calcaire marneux, fin et homogène, de Sansan s'est formé sous une tranche d'eau un peu supérieure à 8 mètres.

Ce peu de profondeur des eaux et la complication de ce paysage miocène me paraissent tout à fait en accord avec le caractère de bassin en voie de comblement au pied d'une chaîne activement démantelée par l'érosion que devait présenter l'Aquitaine à cette époque et tel qu'on peut l'imaginer, à titre de comparaison, pour la plaine de Lombardie juste après le retrait de la mer pliocène. A Sansan même, le calcaire marneux blanc me semble même correspondre à un dépôt moins profond que la comparaison avec les sédiments du lac de Neuchâtel ne le laisse supposer. Une mince couche d'argile violette particulièrement fossilifère s'intercale en effet à l'intérieur du banc de calcaire marneux, soulignant le caractère temporaire des conditions de sédimentation de ce dernier. Lartet a aussi indiqué que ce calcaire, visible dans la tranchée ouverte à l'occasion de ses fouilles dans la partie Sud de la colline, ne se trouve pas dans la tranchée Nord, de telle sorte qu'on a bien l'impression d'un bord de lac. Il n'y a là rien qui doive surprendre, la comparaison d'un dépôt de lac glaciaire avec celui d'une étendue d'eau en pays de piedmont situé à peu près au niveau de la mer et sous un climat tropical ne pouvant avoir forcément qu'une valeur indicative assez illusoire.

L'étude pétrographique des sédiments amène donc à reconstituer un paysage peu accidenté avec un lacis compliqué de fleuves descendant des Pyrénées, entre lesquels s'étendaient des régions de lacs et de marécages. Dans un tel paysage, les terres émergées avaient aussi leur importance. Les Anchithères, Dicrocères, Antilopes et Rhinocéridés ont besoin de grands espaces de terre ferme et le développement des Proboscidiens, comme le souligne Marguerite Richard (1946) est en rapport avec celui des forêts tropicales humides dans lesquelles vivaient également de grands Singes Anthropomorphes, des Rongeurs et des Insectivores variés. Il est probable qu'en dehors des périodes creuses de crues, les lits des grands fleuves devaient être reconquis par une végétation herbacée courte et réoccupés par des troupeaux d'Herbivores. En bordure de ces lits se trouvaient des régions de jungles et de forêts peu denses, entrecoupées

Source : MNHN, Paris

d'étendues marécageuses établies dans les dépressions.

C'est dans un de ces marécages que sont venus mourir les animaux dont nous retrouvons aujourd'hui les restes à Sansan. Je pense en effet que leurs cadavres n'ont pu être transportés par les eaux, sur un trajet si court soit-il. Dans la nature actuelle, les cadavres des animaux emportés par des eaux débordantes lors d'un orage subit sont ou très rapidement rejetés sur une berge et détruits par les charognards, ou déchiquetés non moins rapidement par les chocs et l'impétuosité des courants. Or, Filhol écrit expressément que « lorsqu'on suit attentivement les recherches, on retrouve presque toujours sur un espace assez limité la totalité ou la presque totalité du squelette ». Les magnifiques squelettes du *Macrotherium* et du *Mastodon (Trilophodon) angustidens*, ainsi que les nombreuses pattes complètes de Ruminants du Muséum de Paris en font foi.

Pour les Carnivores, j'ai acquis la certitude qu'outre le squelette presque entier d'*Amphicyon major* signalé par Blainville, ceux de *Pseudailurus quadridentatus* et d'*Ischyrictis zibethoides* figurés par Filhol, il y avait aussi ceux de plusieurs *Sansanosmilus palmidens*, d'au moins deux autres *Amphicyon major*, un de *Pseudocyon sansaniensis* et un de *Mionictis dubia*. La majorité des autres os peuvent aussi s'assembler par petits nombres. L'accumulation d'un nombre si élevé de squelettes quasi-complets s'oppose à l'idée de transport. De plus, la tranche d'eau était trop faible pour laisser supposer, dans les couches argilo-marneuses, que les cadavres de grands animaux aient pu flotter jusqu'au centre d'un lac, si petit soit-il. En effet, l'accumulation étonnante des *Helix* dans certaines des couches fossilifères ne peut guère s'expliquer que par un très faible courant traversant par son milieu un marécage et amenant les petites coquilles vides flottant au fil de l'eau à s'accumuler en un même point, arrêtées par le frêle rideau des tiges de plantes palustres émergeant de l'eau. Sur ces tiges aériennes devaient vivre aussi de petits mollusques tel que *Pupa*, qui sont tombés après leur mort et se sont fossilisés avec les *Helix*, mais en beaucoup moins grand nombre.

Par ailleurs, la présence de quelques coprolithes indique clairement qu'il y a eu des périodes d'émersion totale.

Le fait que les ossements soient souvent brisés et disloqués n'implique aucunement que les cadavres aient été transportés. Dans les asphaltes de Rancho-la-Bréa, comme dans les sables d'Agate Spring (Miocène du Nébraska), gisements pour lesquels les paléontologistes américains ont acquis la certitude que les animaux sont arrivés entiers, les ossements sont toujours très dispersés dans le gisement. Les dépôts non consolidés subissent des mouvements internes qui séparent les os les uns des autres. Ils peuvent même les briser. Je me souviens d'avoir récolté à peu de profondeur, au cours d'une fouille effectuée dans le Miocène d'Aups (Var), les fragments très minéralisés et dispersés à plus d'un mètre les uns des autres dans l'argile du gisement de l'humérus d'un Chélonien de grande taille que j'ai ensuite pu reconstituer entièrement, bien que les contacts fussent un peu usés. Sous notre seul ciel provençal, des fissures superficielles dans un sol argileux peuvent ainsi, en s'ouvrant, briser net un os

Source : MNHN, Paris

enfoui et ayant un diamètre dépassant quatre centimètres. Une fois l'os fracturé, des mouvements à l'intérieur de l'argile lors du dégel par exemple suffisent à en disperser les fragments.

Toutes ces raisons m'amènent à penser que les Mammifères se sont enlisés sur place dans un marécage aux périodes de demi-asséchement de celui-ci, les parties riveraines étant devenues assez solides pour supporter le poids des animaux, tandis que les zones plus centrales demeurées à l'état de boue, sur ne serait-ce que quelques décimètres d'épaisseur parfois, servaient de piège naturel aux animaux terrestres.

Il est à remarquer de plus que la majorité des Carnivores de ce gisement sont de jeunes adultes, reconnaissables à leur dentition définitive complétement sortie mais n'ayant subi aucune usure, ou une usure très faible. Il existe aussi un certain contingent d'animaux à dents très usées. Enfin, les animaux semblent groupés par espèce dans un même horizon. D'après l'aspect des restes conservés on peut affirmer que six *Sansanosmilus* ont péri ensemble, de même deux Lutres et plusieurs fois des groupes d'Amphicyons. Filhol signale que, dans une couche marneuse supérieure, les Mastodontes, Rhinocéros, *Palaeomeryx*, *Anchitherium*, *Macrotherium* sont fréquents, tandis que c'est la couche violette qui renferme au contraire la majorité de restes d'Antilopes, de Dicrocères et de *Hyaemoschus*. Je pense donc, du moins en ce qui concerne les Carnivores, que les animaux pris au piége dans les boues de ce marécage correspondent soit à de jeunes adultes victimes de leur inexpérience au moment où ils quittaient le groupe familial maternel, soit à des hardes entières trompées aussi par la solidité de la couche superficielle de la boue récemment asséchée, plus épaisse et dure sur les bords et s'amincissant vers le centre de la cuvette.

Il est possible de plus que ces lieux aient été le théâtre de batailles de Carnivores attirés par l'appât de ces proies faciles, à demi-enlisées et souvent encore vivantes. J'ai remarqué des traces certaines de morsures sur un Mc V d'*Hemicyon sansaniensis*, un Mc IV de *Plithocyon armagnacensis*, un Mc V de *Sansanosmilus palmidens*, un Mt IV et un Mt V en connexion d'*Ischyrictis zibethoides*, un cubitus de *Melidellavus leptorhynchus* un autre de *Pseudaelurus hungaricus*. Il ne s'agit certainement pas de combats d'amour, du moins pour le dernier sur lequel la morsure a été faite par un animal d'une taille beaucoup plus forte.

On remarquera aussi l'abondance d'*Amphicyon major* et la rareté des autres Canidés. Je me demande si *Amphycion major* n'a pas spécialement écarté ces derniers d'un terrain de chasse particulièrement giboyeux. La richesse du gisement en reste d'Hémicyonides et l'absence totale d'*Ursavus* peut je pense s'expliquer d'une manière analogue. Il est probable qu'*Ursavus*, animal à tendances végétariennes, persévera beaucoup moins que les petits Canidés dans la conquête d'un territoire si âprement convoité par les autres espèces de Carnivores.

Enfin, chaque genre de Carnivore n'est à ma connaissance représenté à Sansan que par une seule espèce, sauf *Pseudaelurus* ; mais *Ps. quadridentatus* et *Ps. lorteti* appartiennent à des sous-genres distincts, engagés

Source : MNHN, Paris

sur des voies d'évolution non parallèles mais divergentes et étaient certainement des animaux assez notablement différents par leur écologie. A l'intérieur de chaque genre, il semble s'être opéré un tri car presque chaque fois c'est la grande espèce qui est présente à Sansan et la petite qui fait défaut. *Amphicyon major* est plus grand qu'*A. steinheimensis*, *Hemicyon sansaniensis* qu'*H. goeriachensis*, *Ischyrictis zibethoides* qu'*I. (Laphictis) mustelinus* et *I. (Hoplictis) florancei*, *Martes sansaniensis* dépasse largement la taille de *Martes filholi*, *Pseudailurus (Schizailurus) lorteti* est plus grand que *Pseudailurus (Schizailurus) turnauensis*. Les grandes espèces n'auraient-elles pas pu écarter les espèces syngénétiques plus faibles pour les mêmes raisons qu'*Amphicyon major* a lui-même peut-être tenté d'éloigner tous les autres Canidés des rivages prometteurs du marais de Sansan ?

Source : MNHN, Paris

PARTIE SYSTÉMATIQUE

FAMILLE DES CANIDAE

Sous-famille des Amphicyoninae

Amphicyon major Blainville

(Pl. I à IV et XVII à XX)

L'inventaire suivant est celui des pièces appartenant aux Collections du Muséum National d'Histoire Naturelle, accompagnées de leur numéro d'ordre.

1. — Maxillaire gauche avec C, P^1, P^4-M^2, Fig. Blainville (Ostéographie, genre *Subursus*, pl. XIV). Génotype.
2. — Portion antérieure d'un crâne très écrasé avec os maxillaire et intermaxillaire droits, P^1, M^2 droites, M^{1-2} gauches, alvéoles pour I^3, C, P^{1-3} gauches.
3. — Palais de petite taille avec I^1, I^3, C, P^2-M^2, alvéole pour M^3 gauches, I^1, I^3 C, P^2-P^4, M^2 droites.
4. — Maxillaire droit avec P^1-M^1.
5. — Fragment de maxillaire gauche avec P^4-M^2 ; même sujet que 1 ?
6 à 8. — Deuxièmes incisives supérieures. 6 fig. Blainville *(g. Subursus, pl. XIV)*.
9 à 14. — Troisièmes incisives d'individus de tailles différentes. 11 fig. Blainville *(g. Subursus, pl. XIV)*. 13 et 11 semblent avoir appartenu au même sujet que 7.
15 à 21. — Canines supérieures de grands individus.
22 à 24. — Canines supérieures de petite taille.
25 à 27. — Prémolaires supérieures. 26 et 27 du même sujet que 7, 13 et 11 ?
28-29. — Carnassières supérieures droite entière et gauche brisée, plus petites que le type. Peut-être même sujet que 22.
30. — Deuxième tuberculeuse supérieure droite.
31-32. — Troisièmes tuberculeuses supérieures. 32 fig. Blainville (*g. Subursus, pl. XIV*, dernière dent en haut à gauche).
33. — Mandibule droite édentée. Fig. Blainville *(g. Subursus, pl. XIV)*.
34. — Mandibule gauche avec D_1 brisée et, non encore sortis, C, P_{2-3}, M_{1-2}.
35. — Mandibule gauche avec C, P_2-M_1.
36. — Mandibule droite avec C, P_1-M_3. Longueur M_1-M_2 : 50 mm, 3.
37. — Mandibule gauche de petite taille avec P_3-M_2. Longueur M_1-M_2 : 52 mm. Même individu que le maxillaire 3.
38. — Mandibule très écrasée avec P_1.
39. — Condyle articulaire d'une mandibule gauche.
40. — Deuxième incisive inférieure très usée.
41 à 44. — Canines inférieures brisées. 12 fig. Blainville *(g. Subursus, pl. XIV)*.
45. — Carnassière inférieure droite.

Source : MNHN, Paris

46. — Talonide de carnassière inférieure droite. Sans doute même sujet que 28 et 20.

47. — Troisième molaire inférieure droite.

48-49. — Canines supérieures de lait.

51. — Quatrième molaire gauche de lait (D_4). Fig. Gervais (1853, pl. *XXIII fig.* 3, *Mustela incerta*).

52. — Axis, trois autres vertèbres cervicales, trois vertèbres dorsales, trois vertèbres lombaires, trois vertèbres caudales, toutes très brisées, cubitus droit et gauche, radius gauche, radius droit incomplet, scapholunaires droit et gauche, pisiforme droit, extrémités distales d'un Mc IV et des deux Mc V, une première phalange du pouce, une autre première phalange, trois secondes phalanges entières et une brisée, fragment de bassin, fémurs droit et gauche brisés, tibia droit, tibia gauche brisé, rotule, astragale et calcanéum gauches, Mt IV d'un même sujet. Fig. en partie Blainville (*g. Subursus, pl. XV* : l'axis, un cubitus, le pisiforme, les fragments de fémurs, celui du bassin, une vertèbre caudale).

53-54. — Atlas et axis d'un même sujet.

55. — Axis.

56 à 58. — Quatrième, cinquième, septième vertèbres cervicales.

59 à 64. — Première, deuxième, troisième, quatrième, cinquième, septième vertèbres dorsales.

65 à 67. — Huitième, neuvième, dixième vertèbres dorsales d'un même sujet.

68-69. — Douzième et treizième vertèbres dorsales.

70. — Première vertèbre lombaire assez complète.

71 à 75. — Première, troisième, quatrième, cinquième, septième vertèbres lombaires peut-être d'un même sujet.

76. — Septième vertèbre lombaire.

77 à 81. — Première, deuxième, cinquième, sixième, septième vertèbres caudales, peut-être du même sujet que 71 et suivantes. Il plane une certaine incertitude sur le rang exact de ces vertèbres caudales.

82. — Vertèbre caudale.

83. — Extrémité distale d'omoplate gauche.

84. — Portion distale d'humérus gauche. Fig. Blainville *(g. Subursus, pl. XV)*. Largeur de la surface articulaire : 68 mm. Sujet type ?

85-86. — Humérus droit et gauche brisés provenant peut-être d'un même sujet. Largeur de la surface articulaire : 65 mm et 65 mm.

87. — Humérus droit privé de son extrémité distale.

88. — Moitié distale d'humérus gauche. Largeur de la surface articulaire : 65 mm.

89. — Humérus droit complet, provenant peut-être du même sujet que 52. Longueur : 333 mm., largeur de la surface articulaire : 65 mm.

90. — Fragment d'humérus droit. Echantillon de taille comparable aux précédents, mais caractérisé par l'absence d'arcade entépicondylienne.

91. — Extrémité distale d'humérus gauche d'un sujet de petite taille et non encore complètement épiphysée. Largeur surface articulaire : 46,5 mm.

92-93. — Fragment distal d'humérus et tête de radius d'un même sujet de petite taille. Largeur surface articulaire de l'humérus : 52 mm.

94. — Radius droit complet d'un très fort individu. Longueur : 297 mm. Dimensions de la tête : 48 mm × 33,3 mm. Fig. Blainville *(g. Subursus, pl. XV)*. Provient peut-être du sujet type.

95. — Radius droit complet. Longueur : 276,5 mm. Dimensions de la tête : 41 mm × 30 mm.

96. — Radius gauche complet. Longueur : 283,6 mm. Dimensions de la tête : 40,6 mm × 30,2 mm.

Source : MNHN, Paris

97. — Radius gauche à extrémité distale endommagée et non encore complètement épiphysée. Taille des deux précédents.

98. Radius droit sans son extrémité distale. Dimensions de la tête : 41,6 mm × 30,7 mm.

99. — Fragment proximal de radius droit.

100. — Tête de radius gauche. Dimensions : 31 mm × 25 mm.

101. — Cubitus gauche complet. Longueur : 315 mm. Hauteur surface articulaire humérale : 71 mm.

102. Cubitus droit complet. Longueur : 311 mm. Peut-être même sujet que le cubitus 101, le radius 96, le Mc V 137, les vertèbres 56 à 58, 71 à 75 et un des deux axis.

103. Cubitus gauche à extrémité distale brisée. Taille comparable au précédent. Hauteur surface articulaire humérale : 61 mm. Pourrait correspondre à l'humérus 88.

104. Extrémité distale du cubitus droit d'un fort individu, ne convenant bien avec le radius 91 et l'humérus 81.

105. — Cubitus gauche à extrémité distale brisée. Hauteur surface articulaire humérale : 73 mm.

106. Apophyse oléocranienne d'un cubitus gauche de forte taille.

107-108. Scapholunaires droit et gauche complets, ayant sans doute appartenu au sujet type. Dimensions surface articulaire radiale : 16,5 mm × 3,5 mm ; 16,5 mm × 33,5 mm.

109. Scapholunaire droit. Largeur surface articulaire radiale : 28,6 mm.

110. — Scapholunaire gauche complet d'un sujet de petite taille, et encore assez jeune. Superposable, à la taille près, aux gros échantillons 107-108. Dimensions surface articulaire radiale : 32 mm × 21 mm.

111. — Scapholunaire gauche brisé. Diamètre sagittal surface articulaire radiale : 21 mm.

112. — Cuneiforme gauche complet d'un individu de grande taille.

113. — Cuneiforme droit. Même sujet sans doute que 120-121.

114. Pisiforme gauche d'un individu de grande taille. Doit appartenir au même sujet que le type. Longueur : 10,9 mm.

115. Pisiforme gauche d'un sujet de même taille que « l'animal presque entier » de Blainville (52). Longueur 35,6 mm.

116. Mc I de forte taille. Semble avoir appartenu au même sujet que le type. Longueur : 19,6 mm.

117 à 120. — Mc I. Longueur : 49 mm ; 48,9 mm ; 41,3 mm ; 11,5 mm.

121. — Mc II brisé. Probablement même sujet que 111, 113, 115, 120 et 131.

122. Mc II brisé.

123 à 125. Mc III droit et gauche, Mc IV droit sans doute du même sujet que le type. Longueur : 84,2 mm ; 84,3 mm ; 87,8 mm. Largeur tête du Mc IV : 21 mm. Mc III gauche fig. Blainville *(g. Suburstus, pl. XV)*.

126 à 132. — Mc III. Longueur : 82,2 mm ; 78,8 mm ; 79,5 mm ; 80,1 mm ; 80 mm ; 71,1 mm. 132 brisé, un peu plus grand que 131.

133. — Mc IV. Longueur : 83,8 mm. Même sujet que 128.

134-135. — Mc IV légèrement incomplets. 135 taille du type (125).

136. — Mc IV jeune et très usé.

137. — Mc V très trapu. Longueur : 67 mm.

138 à 141. — Mc IV gauche, Mc V droit et gauche, Mt III et Mt IV droits, calcanéums droit et gauche d'un individu jeune, aux os non encore complètement épiphysés.

145. — Bassin (parties droite et gauche d'un même sujet).

146. Cavité cotyloïde. Même sujet que le type ?

Source : MNHN, Paris

147. — Fémur droit complet. Même sujet vraisemblablement que 145. Longueur prise du col reliant la tête et le premier trochanter au bord inférieur de l'échancrure intercondylienne : 359 mm.
148-149. — Fémurs droit et gauche peu épiphysés, d'un même sujet. Taille du précédent.
150. — Fémur droit. Longueur prise du col reliant la tête et le premier trochanter au bord inférieur de l'échancrure intercondylienne : 375 mm.
151. — Extrémité distale de fémur droit. Taille comparable au précédent.
152 à 154. — Rotules. 152 sujet type et fig. Blainville *(g. Subursus, pl. XV)*.
155. — Tibia gauche complet. Fig. Blainville *(g. Subursus, pl. XV)*. Longueur : 390 mm.
156-157. — Tibias.
158. — Fragment proximal de tibia.
159 à 163. — Astragales, calcanéums, naviculaire droit très vraisemblablement du sujet type. 159, 160 fig. Blainville *(g. Subursus, pl. XV)*. Calcanéum 160, longueur : 97 mm, largeur : 52 mm. Astragale 161, longueur : 56,5 mm.
164-165. — Astragale et calcanéum gauches d'un même sujet. Calcanéum, longueur : 88,5 mm, largeur : 47,6 mm. Astragale, longueur : 51,3 mm.
166-167. — Astragale et calcanéum gauches d'un même sujet. Taille du précédent.
168 à 170. — Astragale, calcanéum et cuboïde droits d'un même sujet. Calcanéum, longueur : 87 mm, largeur : 45,3 mm.
171. — Astragale, longueur : 57 mm.
172. — Astragale gauche de petite taille. Tête un peu moins déversée intérieurement et surface articulaire naviculaire plus arrondie que sur les autres astragales. Longueur : 49,5 mm.
172-174. — Calcanéums. Largeur : 36 et 37 mm.
175. — Calcanéum. Longueur : 63 mm, largeur : 36,4 mm.
176. — Cuboïde de forte taille.
177. — Mt I. Extrémité proximale.
178-179. — Mt II. Longueur : 64,5 et 64,4 mm. 179 même sujet que 134.
180. — Mt III, longueur : 80,8 mm. Vraisemblablement même sujet que le type.
181. — Mt III brisé.
182. — Mt IV, longueur : 95,4 mm.
183-184. — Mt IV.
185-186. — Mt V brisés.
187-188. — Métapodes brisés.
189 à 196. — Deux premières phalanges, cinq secondes phalanges, une dernière phalange. Sujet type ? 190 et 191 fig. Blainville *(g. Subursus, pl. XV)*.
197 à 205. — Premières phalanges. 198 beaucoup plus forte que le sujet type.
206. — Phalange unguéale.

Amphicyon major est le plus grand et le plus fort des Carnivores de Sansan. Lartet en découvrit des restes importants dès ses premières fouilles et le signala en 1836 sous le nom d'*Amphicyon*. Envoyés généreusement par Lartet au Muséum de Paris, ces restes furent étudiés par Blainville qui les fit représenter si magnifiquement sur les planches de son Ostéographie qu'en 1841 le genre et l'espèce étaient déjà à l'abri de toute vicissitude de nomenclature. Depuis, presque toutes les fouilles entreprises sur la colline de Sansan ont livré des pièces plus ou moins importantes d'*Amphicyon major*. J'en ai classé près de 250 dans les collections

Source : MNHN, Paris

du Muséum de Paris. Il est possible, grâce à ce matériel, de se faire une idée assez complète de cet animal.

Crâne. — Un fragment antérieur du crâne, très écrasé, d'un fort sujet montre la face externe du maxillaire et du pré-maxillaire dans un état encore bon. On ne distingue aucune suture entre ces os, le sujet étant assez âgé, comme le montre aussi l'usure des dents. Tout comme chez *Amphicyon lemanensis* Pomel, le prémaxillaire est allongé et moins haut que chez le Loup. Le maxillaire est fortement bombé à l'emplacement de la racine de la canine et, en arrière, une large dépression occupe toute l'aile supérieure. Le trou sous-orbitaire débouche à la hauteur du bord postérieur de la P^3. Les racines de la carnassière affectent de forts reliefs la face externe de ce même os maxillaire.

Mandibule. La pièce la mieux conservée est la mandibule édentée figurée par Blainville (Ostéographie, *g. Subursus*, *pl. XIV*). Il s'agit d'un sujet âgé, bien reconnaissable à l'obturation presque complète de l'alvéole cicatrisée de P_3, tombée depuis longtemps sans doute. La taille indique un sujet mâle. Les insertions musculaires sont particulièrement fortes. Des crêtes transversales complémentaires soulignent celle du Chef profond du Masséter comme chez *Canis*. Le nombre des trous mentonniers est inconstant, mais ces trous sont toujours situés bien plus haut que chez *Canis lupus* et *Amphicyon lemanensis*.

Denture supérieure. — L'anatomie dentaire d'*A. major* est bien connue depuis les travaux de Blainville. L'examen de toutes les pièces recueillies depuis fournit cependant un certain nombre de précisions. Les deux premières incisives supérieures sont bien différentes de celles des Canidés. Elles sont aplaties transversalement et ne présentent en arrière de la pointe qu'un bourrelet basal arrondi au dessin mou, au lieu des lines pointes accessoires de *Canis*. Le profil sagittal de la couronne de I^1 est subrectangulaire. I^2, plus latérale, présente de ce fait une dissymétrie plus grande. I^3 est considérablement plus forte. Aiguë et recourbée en arrière, c'est déjà un véritable croc. La face interne est réduite et ne présente ni bourrelet ni crête. Une petite carène très nette sépare, du côté externe, une face antéro-externe bombée d'une face postérieure en portion d'hélice concave. Un fort diastème la sépare de la canine supérieure. Cette canine est grande, longue, tranchante, en forme de poignard à peine recourbé. Sa force et sa puissance ne masquent pas son profil effilé qui la distingue des canines supérieures des Amphicyons de l'Oligocène. La carène antéro-interne, extrêmement forte, est soulevée en saillie au-dessus de deux petits sillons latéraux. La carène postérieure est aiguë, tranchante et présente de fines crénelures. A son voisinage, les deux faces qu'elle limite ne sont pas bombées comme chez les Amphicyons oligocènes mais débutent par un petit méplat. Toute la surface de la couronne présente un guillochage aussi constant que caractéristique. Il existe un sillon antéro-externe et un sillon postéro-interne.

Les trois premières prémolaires, biradiculées et plus ou moins espacées les unes des autres, sont basses, allongées et en voie de régression. Leur

Source : MNHN, Paris

surface occlusale est subrectangulaire. De la pointe basse partent deux petites carènes divisant la dent suivant la diagonale, l'une se dirigeant vers l'angle antéro-interne, l'autre vers l'angle postéro-externe.

La carnassière supérieure est très forte, avec ses deux lobes externes tranchants, son petit parastyle antérieur et son deutérocône (ou talon interne) très réduit.

M^1 est triangulaire. Ses deux pointes externes sont bien développées. Le paracône est plus grand que le métacône. En arrière d'un puissant protocône aux pentes internes subverticales se détache un petit métaconule. Le bourrelet basal n'existe qu'au pied du versant postéro-interne du protocône. Sur M^2, le métacône est plus réduit par rapport au paracône. La cupule formée entre ces deux pointes et le protocône est moins profonde. Par contre le bourrelet basal interne, en forme de croissant, ceinture entièrement le protocône. M^3 est très réduite. Ses trois racines sont réunies en une seule, mais on en distingue encore les trois composantes. La couronne est ovalaire et ses reliefs sont très dégénérés.

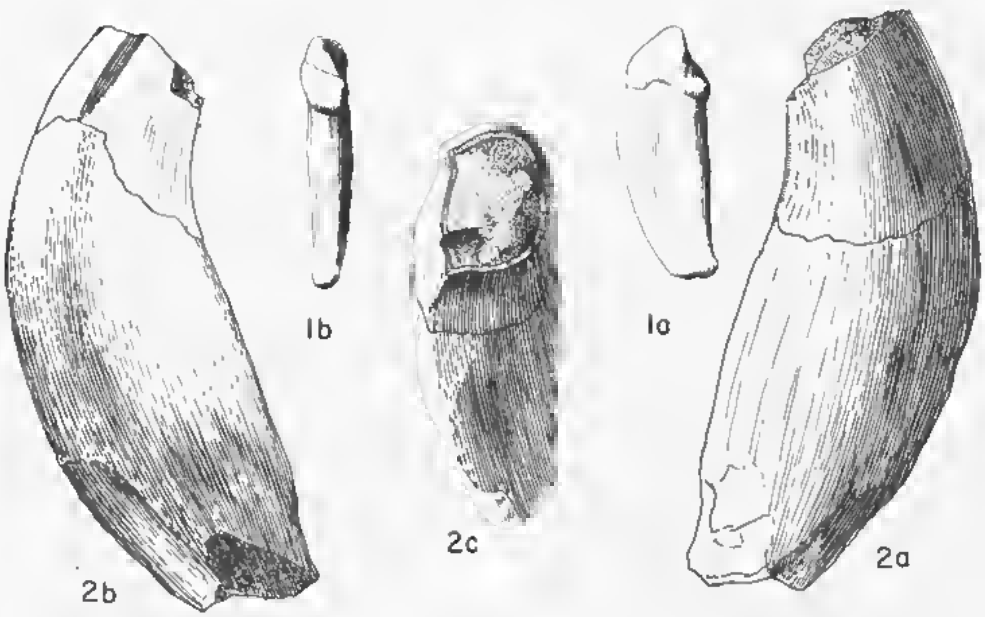


FIG. 2. — *Amphicyon major*. — *1)* Deuxième incisive supérieure droite (Sa 7) : a, face latérale ; b, face postérieure ; *2)* Canine inférieure droite (41) : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale. Grandeur naturelle.

Denture inférieure. — Des incisives inférieures on ne connaît qu'un échantillon très usé de I_2. La dent ressemble à son antagoniste supérieur par sa section subrectangulaire, son aplatissement latéral, sa pointe unique et son bourrelet basal postérieur.

Source : MNHN, Paris

La canine inférieure présente une face interne peu bombée et limitée par deux fortes carènes bien saillantes. La face postérieure est orthogonale à cette face interne.

Les trois premières prémolaires sont petites, basses, empâtées et régulièrement espacées. La quatrième a seule conservé toute son importance. Située tout près de la carnassière, elle présente une pointe principale haute et une pointe accessoire postérieure que suit un petit cingulum. A l'avant existe un renflement styloïde.

La carnassière inférieure est très forte et massive. Ses pointes ont un aspect pyramidal. Le protoconide domine de beaucoup le paraconide. Le métaconide est plaqué contre le flanc arrière du protoconide. Le talonide est occupé principalement par un hypoconide haut et tranchant. Le sillon talonidien est légèrement oblique et la partie interne du talonide a conservé une certaine importance, à la différence d'*Amphicyon steinheimensis* Fraas. Un petit entoconide y est aussi nettement individualisé. Sur M_2, il n'y a plus de paraconide; le protoconide se prolonge seulement en avant un peu plus loin que le métaconide, qu'il domine d'ailleurs légèrement; le talonide a sensiblement la même disposition que sur la carnassière. M_3 est quadrangulée et plus courte que M_2. Le dessin de la couronne est le même que celui de M_2, mais simplifié et parfois dégénéré.

Dents de lait. — J'attribue à *A. major* deux curieuses dents en forme de croc que je considère être des canines de lait. Les couronnes sont courtes par rapport à leur racine, bien recourbées, elles ont une carène antéro-interne et une carène postérieure ; leur émail est lisse et elles présentent un fort aplatissement latéral qui rappelle celui des canines de lait des *Canis*.

Par ailleurs, la dent figurée par Gervais (1859) sous le nom de *Mustela incerta* est bien, ainsi que Helbing (1923) et J. Viret (1951) l'ont souligné, une D_4 d'*Amphicyon major*. Cette quatrième molaire de lait molariforme présente en effet tous les caractères spécifiques de la carnassière définitive d'*A. major* : protoconide nettement dominant, métaconide non rejeté vers l'extérieur mais bien plaqué contre le protoconide, hypoconide bien développé, tranchant et légèrement oblique dans sa partie antérieure, sillon talonidien très repoussé vers l'intérieur, entoconide très réduit. Seulement D_4 est très grêle, étroite, ses pointes sont élancées et graciles, et le métaconide se développe un peu plus vers l'arrière. Une heureuse découverte ajoute une confirmation directe à ces vues : j'ai retrouvé dans les matériaux de la collection Lartet une pièce fort semblable à celle figurée par Gervais, et dont la cassure de la racine postérieure brisée s'adapte parfaitement à celle d'un reste de racine de D_4 d'une mandibule d'*Amphicyon major* présentant ses deux premières molaires définitives non encore sorties.

Vertèbres. — Les quelques vertèbres que l'on possède sont toutes endommagées et leur numérotation est parfois difficile.

L'atlas a la taille et la conformation de celui du Lion. Le corps vertébral est cependant un peu plus allongé et le canal transverse plus large, plus court et situé plus en arrière; ce canal transverse débouche en avant plus

Source : MNHN, Paris

	C	P^1	p^2	P^3	P^4	M^1 L	M^1 l	M^2 L	M^2 l	M^3 L	M^3 l	c	P_1	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3
Sa 1	27	9,8			31,9	27,5	34,3	22	32,5										
Sa 2					30,7	25,5	31	D 21,9 G 21,9	D 31,7 G 32,2										
Sa 3	D 20,6 G 20,6		10,5 10,3	11,6 11,7	25,9 26,4		27,2	19	27,2						9,3		30,2	21,1	
Sa 37																			
Sa 4		9	11,7	13,1	30	25,2	30												
Sa 5					30			20,7	31										
Sa 15	27																		
Sa 16	25,7																		
Sa 17	26,4																		
Sa 19	27,6																		
Sa 21	26																		
Sa 22	21,6																		
Sa 23	18,5																		
Sa 24	20,3																		
Sa 25				13,7															
Sa 28					26,3														
Sa 30								22,5	33,4										
Sa 31										12,8	14,9								
Sa 32										14	16,7								
Sa 34														9,9	12,3		35	24,5	
Sa 35														10,9	11,4	19,5	36,7		
Sa 36												23,4				18,7	34,6	25	20
Sa 41												26							
Sa 45																	31,7		

Fig. 3. — Tableau de mesures des dents d'*Amphicyon major*.

Source : MNHN, Paris

ventralement que chez le Lion, au niveau du bord postérieur du corps vertébral. Sous l'aile de l'atlas le trajet à découvert de l'artère vertébrale est plus long. Comme chez le Lion, celle-ci gagne la face supérieure de l'os en passant en avant de l'aile de l'atlas et ne la traverse pas par un canal comme chez les Ours.

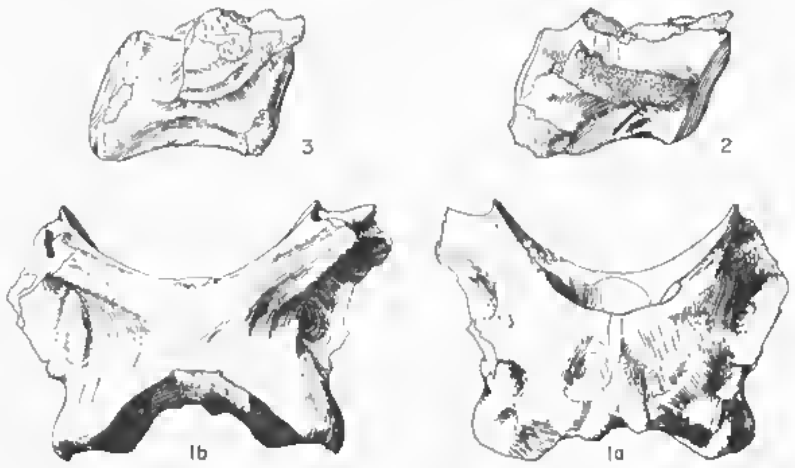


FIG. 1. — *Amphicyon major*. — *1)* Atlas (53) : a, face supérieure ; b, face inférieure ; *2)* Cinquième vertèbre cervicale (57), face latérale droite ; *3)* Septième vertèbre cervicale (58), face latérale droite. Grandeur naturelle × 1/2.

L'axis est fort semblable à celui du Lion. Seul le canal transverse est moins long et l'apophyse odontoïde, légèrement plus courte, est prolongée en arrière par une saillie longitudinale qui s'élève en crête à la face supérieure du corps vertébral.

Les autres vertèbres cervicales, dont nous ne possédons que quelques échantillons très incomplets, montrent un allongement plus grand que chez le Lion et les Ours. Les corps vertébraux ne sont pas aplatis et possèdent ventralement une forte carène aiguë.

Une troisième (?) vertèbre cervicale montre le passage pour la branche spinale de l'artère vertébrale et le trou transversaire d'un calibre beaucoup plus fort que chez le Lion. Ce dernier caractère se retrouve sur les autres vertèbres cervicales. Sur une 7e vertèbre cervicale, la dépression latéro-postérieure, d'où sort le nerf rachidien, est aussi beaucoup plus large que chez *Felis leo*.

Les vertèbres dorsales semblent avoir les proportions de celles du Lion et de l'Ours grizzli. Elles sont étranglées dans leur partie moyenne et possèdent une carène inférieure bien marquée. Les apophyses transverses ont une disposition très différente de ce que l'on peut observer chez les Ours et le Lion et, à un degré moindre, chez le Loup; elles sont

Source : MNHN, Paris

reliées à l'apophyse épineuse par une crête très forte et très large qui se prolonge assez haut sur cette apophyse, isolant complètement en avant et surplombant les deux surfaces articulaires antérieures. Cette crête existe chez les Canidés mais elle est chez ceux-ci plus réduite et n'atteint pas l'apophyse épineuse. La surface articulaire costale inférieure est située plus haut que chez le Lion. La section du trou vertébral a la forme d'une ellipse plus aplatie que chez le Lion mais beaucoup moins que chez le Loup. Une forte saillie s'allonge axialement sur la face dorsale du corps vertébral. Les deux dernières vertèbres dorsales sont plus courtes que chez le Lion mais demeurent dans les dimensions de l'Ours grizzli. Elles n'ont plus de carène ventrale et sont dotées de deux tubercules latéraux-postérieures.

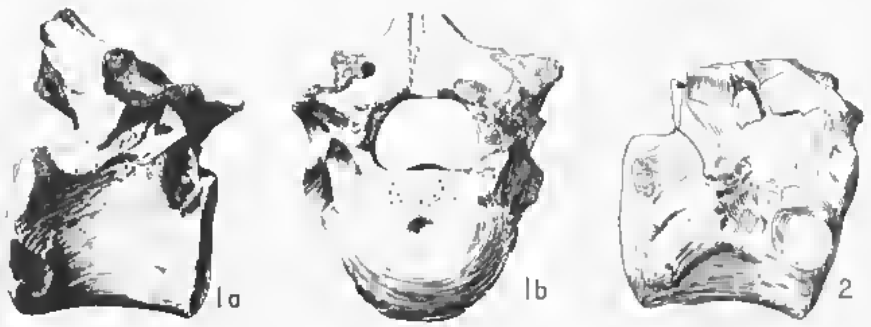


FIG. 5. — *Amphicyon major*. — *1)* Cinquième vertèbre dorsale (63) : a, face latérale droite ; b, face antérieure ; *2)* Treizième vertèbre dorsale (69), face latérale droite. Grandeur naturelle × 2/3.

Les vertèbres lombaires ont des tailles régulièrement croissantes de la première à la médiane, puis décroissantes. Par leur allongement, ces vertèbres se rapprochent beaucoup plus de celles du Lion que de celles de l'Ours grizzli. Elles sont cependant plus fortes que chez le grand Félin ; les corps vertébraux sont plus gros et à section moins écrasée, les apophyses plus épaisses, les reliefs plus saillants. Les carènes inférieures, plus réduites que chez l'Ours grizzli, ont le même développement, vertèbre par vertèbre, que chez le Lion. Sur une troisième vertèbre lombaire bien conservée, l'apophyse accessoire et l'apophyse articulaire antérieure sont reliées comme chez les Ours par une crête saillante, sensiblement horizontale et qui n'existe pas chez les Félins. Par contre la disposition de l'apophyse épineuse est très léonine. Le bord antérieur est subvertical tandis que le bord postérieur, rectiligne, est incliné à 15°. Sur les autres vertèbres lombaires, l'apophyse articulaire antérieure est plus épaisse et bombée à l'extérieur. La crête reliant l'apophyse accessoire à l'apophyse articulaire antérieure semble avoir disparu. Le trou vertébral est bien petit par rapport au volume du corps vertébral. Il est de section triangulaire sur les vertèbres d'un rang médian, et en ellipse aplatie pour la

Source : MNHN, Paris

dernière. A partir de la cinquième vertèbre lombaire l'apophyse transverse, plus épaisse et moins longue que sur les vertèbres précédentes, n'atteint plus le bord antérieur du corps vertébral. Cette disposition se retrouve chez le Lion et non chez l'Ours. Le corps vertébral de la dernière vertèbre lombaire est un peu plus aplati, de manière à s'adapter au sacrum».

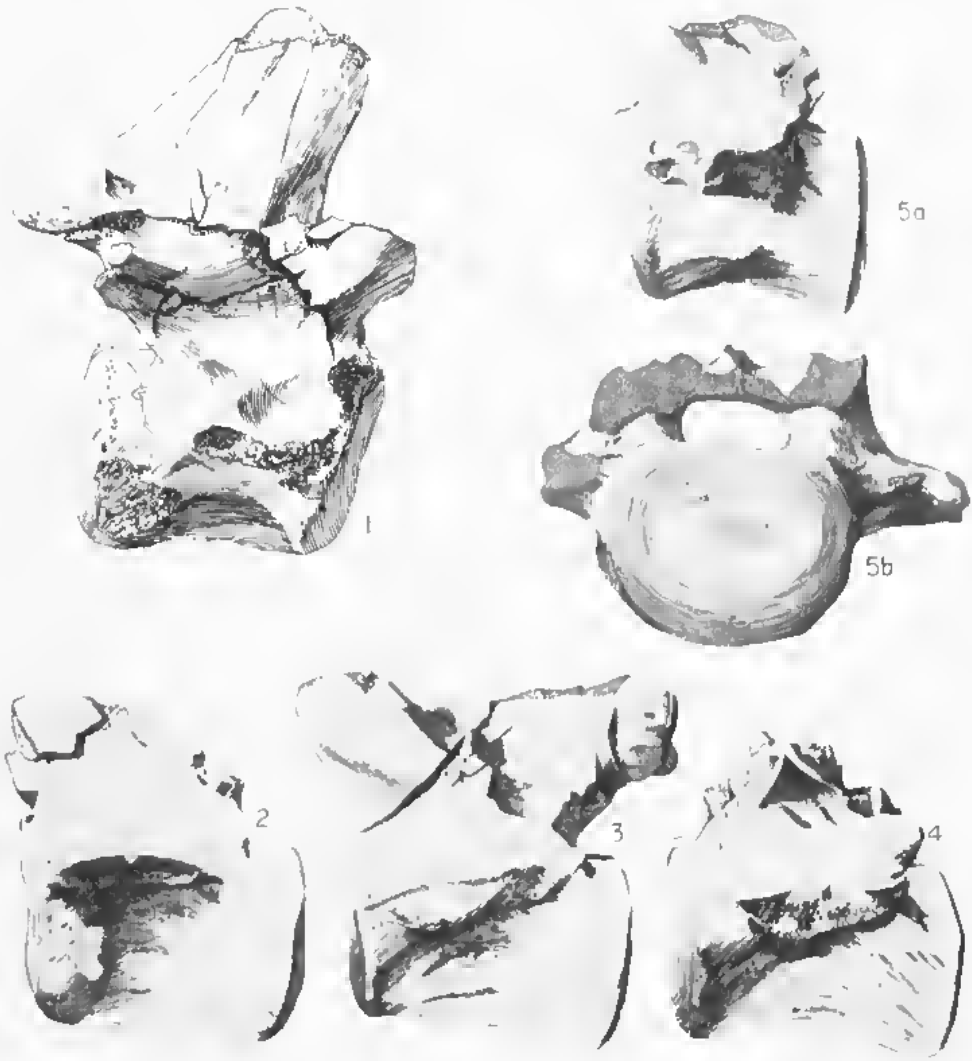


FIG. 6. — *Amphicyon major*. — *1)* Première vertèbre lombaire (70), face latérale droite ; *2)* Troisième vertèbre lombaire (72), face latérale gauche ; *3)* Quatrième vertèbre lombaire (73), face latérale gauche ; *4)* Cinquième vertèbre lombaire (74), face latérale gauche ; *5)* Septième vertèbre lombaire (76) : a, face latérale gauche ; b, face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

J'ai pu comparer ces vertèbres à une pièce d'*Amphicyon crassidens* Pomel du Muséum de Lyon, provenant de Montaigu-le-Blin et très aimablement communiquée par M. Viret, avec quelques autres ossements du même sujet, un fragment d'omoplate, un scapholunaire complet, une extrémité distale de tibia, un calcanéum et un quatrième métatarsien incomplet. La vertèbre me paraît être une avant-dernière lombaire. Les différences avec *A. major* sont faibles. Seuls le corps vertébral est un peu moins haut, le trou vertébral plus large et la partie libre du corps vertébral, en arrière de l'arc neural, plus courte sur le fossile de la Limagne que chez *A. major*.

Les vertèbres caudales, dont nous possédons entre autres cinq échantillons provenant du même individu, sont beaucoup plus fortes et longues que chez le Lion. Les premières, qui ont conservé leur arc neural ,sont aussi plus élancées et ne présentent pas le caractère d'écrasement qui semble commun à la majorité des vertèbres caudales des Carnivores actuels. Au contraire, chez *Amphicyon major*, le corps vertébral conserve une section assez cylindrique, le trou vertébral est plus élevé et les apophyses articulaires sont moins rejetées vers l'extérieur. En arrière d'un court arc neural la partie libre du corps vertébral est plus longue que chez les *Felis*. Sur deux vertèbres d'un rang très antérieur, les deux premières peut-être, les apophyses articulaires très fortes se dressent verticalement, plus haut que chez le Lion, et s'insèrent moins latéralement. Trois autres vertèbres d'un rang légèrement postérieur, peut-être les trois suivantes,

Fig. 7. — *Amphicyon major*. *1)* Première vertèbre caudale (77) ; *2)* Deuxième vertèbre caudale (78) ; *3)* Cinquième vertèbre caudale (79) ; *4)* Sixième vertèbre caudale (80) ; *5)* Septième vertèbre caudale (81); Toutes ; face latérale droite. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

montrent un trou vertébral encore bien cylindrique, un arc neural important, des apophyses tranverses antérieures et postérieures courtes mais toujours mieux individualisées que chez le Lion.

Omoplate. — Un beau fragment d'omoplate, ayant appartenu à un très fort sujet, nous est parvenu. Sa robustesse évoque celle de l'Ours. La cavité scapulaire est profonde comme chez le Loup. L'apophyse supra-glénoïde, très massive, supporte une insertion bicipitale comparable, tant par la position que l'importance, à celle de l'Ours. L'apophyse coracoïde est très peu saillante et une large vallée la sépare du bord interne de la cavité scapulaire. Au bord inférieur de l'os la tubérosité servant d'insertion à la longue portion du Triceps est large et en saillie, comme chez l'Ours. De même, en arrière de cette tubérosité, sur la face

FIG. 8. — *Amphicyon major.* — Omoplate gauche (83) : 1, face externe ; 2, face interne ; 3, face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

interne, on distingue le départ d'une crête importante qui, comme chez l'Ours et, à un degré moindre, chez le Lion, partage en deux la surface d'insertion du Sous-scapulaire. Enfin, l'épine sépare en deux parties très inégales la face externe de l'omoplate et est reliée au sourcil glénoïdien par une arcade complète orientée obliquement vers le bord antéro-inférieur de l'omoplate. L'épine elle-même est brisée, mais il semble qu'elle se prolongeait encore bien en avant dans cette direction, comme tirée par un muscle Deltoïde extrêmement puissant.

L'omoplate d'*Amphicyon major* ressemble beaucoup à celle d'*A. crassidens*. La différence la plus notable est l'absence, sur l'espèce aquitanienne, de l'arcade reliant l'épine au sourcil glénoïdien. La cavité glénoïde est aussi plus creuse et l'apophyse supra-scapulaire plus importante (Cf. Filhol 1879, *pl. XVI*) que sur la pièce de Sansan. L'omoplate d'*A. lemanensis* est fort différente avec son importante apophyse supra-glénoïde, son apophyse coracoïde bien en saillie et séparée par une gorge étroite du rebord de la cavité glénoïde, un peu à la manière des *Felis*.

Humérus. — De tous les os d'*Amphicyon*, l'humérus est celui qui se rapproche le plus de celui des Ours. La majorité de ses caractères le rapproche de celui des Ursidés et le distingue à la fois de celui des Canidés actuels et des Félidés. La tête articulaire est en effet bien sphérique et sans retombée postérieure aiguë, le col est peu marqué, le trochanter plus bas que la tête articulaire, le trochin large et ne formant aucune pointe saillante à l'arrière. La surface d'insertion du Sous-scapulaire est ovale et la section sous la tête articulaire est presque ronde (chez *Felis* et *Canis* la diaphyse est au contraire très comprimée latéralement dans sa partie proximale, d'où une section de l'os très oblongue à ce niveau). De même, comme chez les Ursidés et à la différence des Canidés actuels et des Félidés, l'empreinte deltoïdienne de l'humérus d'*A. major* est extrêmement puissante et descend jusque dans le tiers inférieur de l'os, la lame épicondylienne forme un épais bourrelet le long duquel, sur la face antérieure, se creuse une large gouttière pour le passage du Brachial antérieur ; sur le bord externe de cette lame épicondylienne l'insertion de l'Extenseur commun des doigts est réduite et allongée tandis que celle pour l'Extenseur antérieur du métacarpe est beaucoup plus importante, occupant la partie proximale de ce rebord puis descendant sur la face antérieure de l'humérus le long de l'insertion de l'Extenseur commun, sur une largeur presque identique, et venant mourir un peu au-dessous ; l'épitrochlée est très forte, la trochlée petite, le condyle articulaire allongé transversalement, en forme de cylindre à axe horizontal correspondant à un mode de pronation particulier aux Ours et aux Amphicyons ; la cavité olécranienne est petite, étroite, profonde et triangulaire, la lame limitant du côté externe cette cavité est grande, aiguë et sert de butoir à la poussée latérale du cubitus. Enfin, il existe au-dessus de l'épitrochlée, juste en arrière de l'arcade entépicondylienne, une petite surface d'insertion pour le Long Coracobrachial, muscle qui existe chez les Ours et fait totalement défaut chez *Felis* et *Canis*.

Source : MNHN, Paris

Comme *Tremarctos ornatus*, l'Ours des Cordillières, *A. major* possède une arcade entépicondylienne.

L'humérus d'*A. lemanensis* et ce qu'on possède de celui d'*A. crassidens* une extrémité distale provenant de Selles-sur-Cher présentent les mêmes caractères.

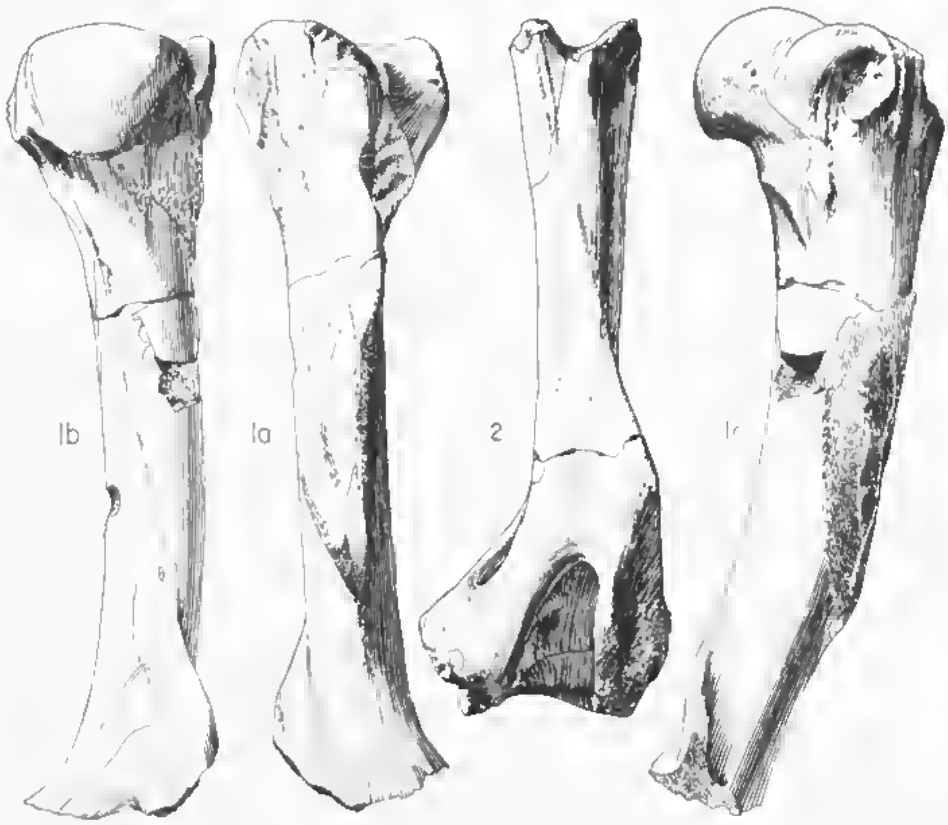


FIG. 9. — *Amphicyon major*. *1)* Humérus droit (87) : a, face antérieure ; b, face postérieure ; c, face externe ; *2)* Humérus droit (85), face postérieure. Grandeur naturelle × 1/3.

Radius. — Le radius d'*A. major* a les proportions du radius des grands Ours. Il est cependant, à force égale, un peu plus court. La forme de l'articulation humérale est très ursoïde, ainsi que la disposition des insertions des muscles Court et Long Supinateurs, du Carré Pronateur dans sa partie externe, l'importance et l'extension de l'insertion ligamentaire radio-distale, bref tous les caractères ayant trait à l'articulation du coude et la rotation de la main. Cette articulation repose sur une mécanique bien différente de celle employée par les Félins et les Canidés actuels. En effet, chez le Lion comme chez le Loup, la partie supérieure du radius, creusée en cupule, pivote sur la cahutte sphérique du condyle huméral tandis que

Source : MNHN, Paris

le cubitus est guidé dans ses mouvements par la large trochlée humérale et la mince lame verticale qui limite extérieurement la fosse olécranienne. Par contre, chez les Ursidés et les Amphicyons, la tête du radius, en forme de disque plat, s'appuie et peut rouler librement sur le condyle huméral en forme de portion de cylindre. Le mouvement est contrôlé simplement par la petite cavité sigmoïde du cubitus qui s'articule avec la tête du radius et par une pointe qui s'élève verticalement du bord antérieur de la

FIG. 10. — *Amphicyon major*. Radius droit (95) : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face postérieure. Grandeur naturelle × 1/3.

tête du radius et sert d'axe de rotation au disque articulaire de cette extrémité radiale. A côté, le cubitus s'appuie sur une trochlée humérale relativement petite et sur une lame post-olécranienne très importante. L'importance de cette lame, et de la surface articulaire qui lui correspond sur le cubitus, révèle une forte pression latérale de l'olécrâne sur la partie externe de l'humérus due au fait, connu chez l'Ours, que l'humérus et le cubitus ne sont pas en parfait prolongement l'un de l'autre. Ce devait être également le cas chez *Amphicyon major*.

La surface articulaire cubitale supérieure, large et bien développée, indique des mouvements de rotation de la main aussi aisés que chez les

Source : MNHN, Paris

Ours. L'importance des muscles pronateurs et supinateurs plaide dans le même sens.

Les autres caractères du radius d'*A. major* lui sont propres. La surface d'articulation inférieure avec le cubitus n'est pas en saillie mais bien plaquée sur la face externe développée en triangle étroit, allongée en hauteur et arrondie en creux comme chez les *Felis*. L'apophyse styloïde est petite et la surface articulaire avec le carpe est plus large antéro-postérieurement que chez l'Ours et le Lion. La tubérosité bicipitale s'étend considérablement dans le sens vertical.

Deux radius examinés d'*Amphicyon lemanensis* et deux autres d'*Amphicyon rugosidens* ne m'ont montré aucune différence notable avec ceux d'*Amphicyon major*, si ce n'est une force moins grande.

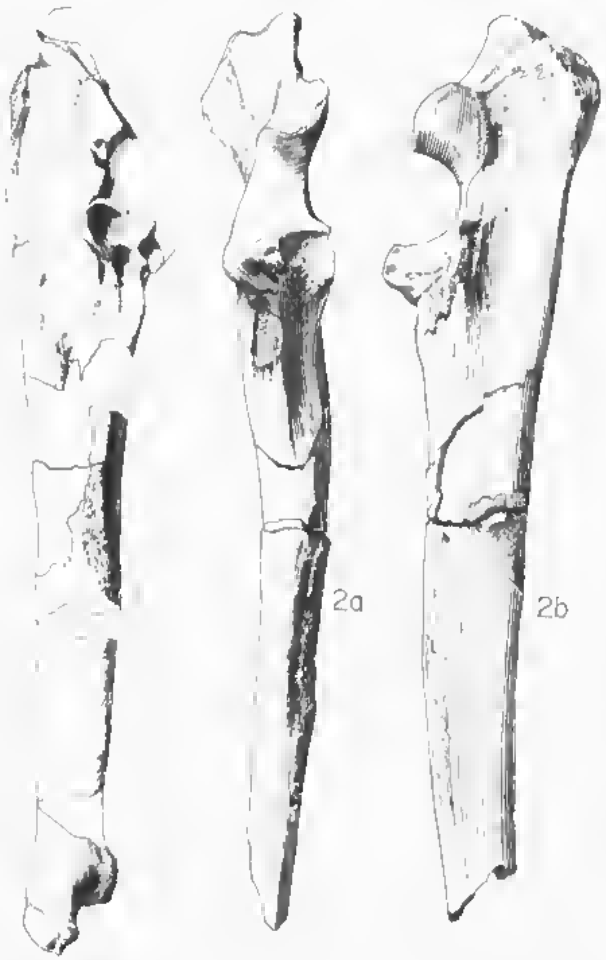


FIG. 11. — *Amphicyon major*. — *1)* Cubitus droit (102), face externe ; *2)* Cubitus gauche (105) : a, face antérieure ; b, face externe. Grandeur naturelle × 1/3.

Source : MNHN, Paris

Cubitus. — Les proportions du cubitus d'*A. major* sont sensiblement celles du cubitus de l'Ours gris, avec un olécrâne très développé en hauteur comme chez les Félidés. La torsion latérale est forte et bien visible en *norma facialis*, mais apparaît comme assez variable d'un échantillon à l'autre. L'articulation humérale est très ursoïde. La grande cavité sigmoïde s'écrase et s'incline intérieurement au niveau de l'apophyse coronoïde; elle se prolonge, au pied de la face externe de l'olécrâne, en une lame orientée verticalement beaucoup moins bombée que chez les Ours. La petite cavité sigmoïde abrite une surface articulaire radiale importante. L'olécrâne est haut et élancé. Sa tubérosité postérieure, sur laquelle s'insèrent le Vaste externe et le Long Anconé, est un peu plus développée que chez le Lion. Son apophyse antéro-externe a la même importance, tandis que son apophyse antéro-interne est plus en retrait. Par contre, du côté interne du tubercule postérieur se détache une petite apophyse bien proéminente comme chez l'Ours pour l'insertion du Cubital interne. L'insertion pour le Brachial antérieur et le Mastoïdo-huméral se place comme chez les Ours très en avant, presque sous l'apophyse coronoïde où se trouve une véritable petite facette antérieure du cubitus. Cette insertion est cependant un peu plus basse et plus allongée que chez les Ours. Une gouttière oblique existe sur la face inférieure de l'apophyse sigmoïde pour le passage du tendon du Biceps. Le ligament interosseux est situé beaucoup plus distalement que chez les Ours. Le tiers inférieur de la diaphyse, comprimé latéralement, rappelle encore le Grizzli.

Le cubitus d'*Amphicyon major* est fort peu différent de celui d'*Amphicyon lemanensis*. Chez ce dernier, cependant, l'apophyse antéro-interne de l'olécrâne est plus développée et beaucoup moins en retrait, donnant à cet olécrâne une allure moins dissymétrique.

Scapholunaire. — Le scapholunaire est un os large et peu épais qui rappelle par son allure générale ceux de *Meles*, *Gulo*, *Procyon* et *Cryptoprocta*, tout en gardant la taille de celui des gros Ours. La surface radio-cubitale présente un bombement à grand rayon de courbure comme chez l'Ours, le Raton laveur et le Cryptoprocte. La face inférieure, par ses surfaces articulaires avec les os de la deuxième rangée du carpe, diffère totalement de la face correspondante chez l'Ours et ne peut être utilement comparée qu'avec *Felis*, *Cryptoprocta*, *Procyon*, *Gulo* ou même, de plus loin, avec *Meles*. Blainville (1841, p. 86) remarquait déjà que les crêtes de ces surfaces étaient « plus arrondies et plus effacées » que chez les *Felis* et il en concluait que les mouvements de l'*Amphicyon* étaient moins serrés que ceux de ces derniers. Rien n'est plus vrai. A ce sujet, la facette d'articulation avec l'unciforme mérite un examen particulier. Chez les Carnivores digitigrades, l'articulation entre le scapholunaire et l'unciforme est fixe ou très limitée. Chez le Lion la surface articulaire, en forme de S, ne permet qu'un mouvement discret. Chez le Lycaon et le Loup — animaux coureurs types — une petite butée postérieure à la surface articulaire limite le mouvement du poignet vers l'arrière. Chez les plantigrades que sont *Gulo*, *Procyon*, *Meles* et *Cryptoprocta*, l'articulation est

Source : MNHN, Paris

beaucoup plus simple ; la surface articulaire consiste en une seule portion de courbe que ne vient limiter aucune butée. Il en est exactement de même chez *Amphicyon*, qui jouissait donc d'une grande liberté de mouvement. La facette pour le magnum a un rayon de courbure un peu plus grand que chez *Gulo*, *Meles* et *Cryptoprocta*, tandis que chez le Lion elle est beaucoup plus serrée, selon le mot de Blainville. Inversement, les facettes pour le trapèze et le trapézoïde sont chez *Amphicyon major* en forme de S, et d'une courbure plus accusée que chez les *Felis*.

La grande apophyse située à l'angle postéro-interne de l'os est plus développée que chez le Lion, moins que chez les Ours, comme chez le Cryptoprocte. Le tendon du Grand Palmaire glisse comme chez *Meles*, *Felis* et *Cryptoprocta* sur la face postérieure de cette apophyse et non comme chez les Ours et le Glouton le long de son côté externe. Sur la face interne de cette apophyse se trouve enfin une surface que l'on connaît chez Gulo et qui reçoit, chez cet animal, un petit os phacoïde. Ce phacoïde vient en contact avec le premier métacarpien et est plus ou moins étroitement lié à l'insertion du tendon de l'Extenseur oblique du métacarpe.

Le scapholunaire d'*A. crassidens* présente en *norma verticalis* un contour bien différent. Il est plus étalé en largeur, et plus court. La surface supérieure en paraît moins bombée. Sur la face inférieure, la surface articulaire pour le magnum est en avant beaucoup moins étroite, et celle pour le trapézoïde dessine une plus ample courbure.

Pisiforme. — Le pisiforme est un os ramassé et court dont l'extrémité libre, considérablement élargie et aplatie, porte à sa face inférieure une manière de petite sole plantaire. L'ensemble de ces particularités, qui se retrouvent aussi chez les grands Ours, le Blaireau et le Cryptoprocte, semble caractériser une marche plantigrade, le pisiforme faisant fonction de petit calcanéum. D'autres Carnivores plantigrades, tels le Glouton et l'Ours de soleil, ne présentent cependant pas ces caractères.

Unciforme. — L'unciforme d'*A. major* est un os globuleux fort semblable à celui du Glouton. Il est cependant un peu plus étroit dans sa facette d'articulation avec le métacarpe, plus bombé dans sa facette avec le pyramidal, et sa surface de contact avec le magnum n'est pas plate mais ondulée, ce qui indique une plus grande rigidité de ces carpiens entre eux. L'unciforme de *Cryptoprocta* est aussi bien proche, quoique plus étroit et à facettes carpiennes plus plates. Celui des Ours est tout différent.

L'unciforme d'*Amphicyon lemanensis* est l'exacte réplique, en plus petit, de celui d'*Amphicyon major*.

Métacarpiens. — La main, dans son ensemble, rappelle de manière frappante celle des Ours. Les métacarpiens sont robustes et courts, bien écartés les uns des autres; le premier est moins long et le dernier plus large que les métacarpiens médians ; les surfaces articulaires proximales sont simples et arrondies, permettant un ample mouvement avec le carpe. Mc1 est cependant un peu plus court que chez les Ours et, propor-

Source : MNHN, Paris

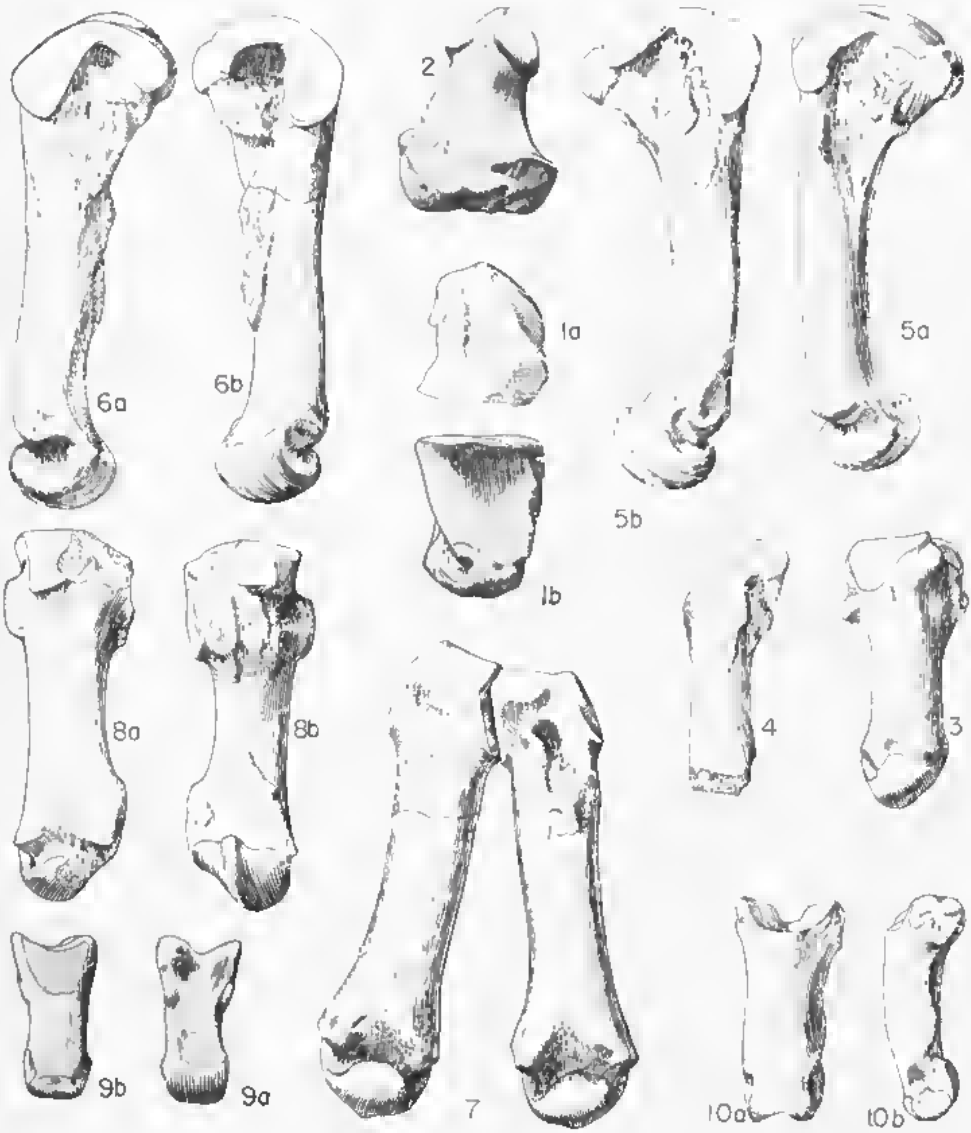


Fig. 12. — *Amphicyon major*. — *1)* Unciforme gauche (112) : a, face antérieure ; b, face inférieure ; *2)* Pisiforme gauche (114), face postérieure ; *3)* Premier métacarpien droit (116), face antérieure ; *4)* Deuxième métacarpien droit (122), face antérieure ; *5)* Troisième métacarpien droit (123) : a, face interne ; b, face externe ; *6)* Quatrième métacarpien droit (125) : a, face interne ; b, face externe ; *7)* Troisième et quatrième métacarpiens (123 et 125) en connexion, face antérieure ; *8)* Cinquième métacarpien gauche (137) : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *9)* Première phalange du premier doigt de la patte antérieure gauche (52) : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *10)* Première phalange (190) : a, face antérieure ; b, face latérale. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

tionnellement, sa tête proximale est plus forte. Les insertions pour l'Extenseur oblique du métacarpe et le Fléchisseur bref du pouce y sont particulièrement marquées. Sur le côté interne, un petit tubercule se détache pour recevoir l'os pisiforme. Mc II, dans sa partie conservée, ressemble fort à celui d'*Helarctos malayanus* mais réserve en arrière, pour le magnum, une surface articulaire plus grande. Mc III et Mc IV ont des facettes articulaires proximales plus étroites que chez le même *H. malayanus*. En arrière de la facette carpienne de Mc III existe une apophyse sur laquelle vient s'insérer, par une large surface, le Grand Palmaire. Sur Mc IV, l'insertion du ligament commun du carpe est beaucoup plus forte et s'étend bien plus distalement que sur un Ours de taille comparable. Sur Mc V, la facette articulaire avec le pyramidal est très réduite. A côté se place la large insertion du Cubital externe. Un petit bourrelet allongé, en vif relief sur la partie distale de la face postérieure, sert d'insertion à l'Opposant du cinquième métacarpien. Les surfaces articulaires des métacarpiens entre eux sont larges et peu ondulées, comme chez les Ours. Les extrémités distales sont arrondies comme chez *Helarctos* et non aplaties comme chez les Ours de grande taille et le Glouton.

Ces métacarpiens ne diffèrent pas de ceux d'*Amphicyon lemanensis* par leur morphologie. Cependant, chez l'espèce aquitanienne, Mc II et Mc V sont plus réduits en longueur par rapport aux métacarpiens centraux.

Phalanges. — Courtes, robustes et aplaties, les phalanges d'*Amphicyon major* sont très ursoïdes. Leurs longueurs relatives sont les mêmes que chez les grands Ours. Les premières phalanges présentent la même face antérieure bombée et la même surface articulaire distale très évasée. Les secondes phalanges sont plus larges et très aplaties par rapport à celles des Ours ; leur extrémité distale n'est pas renflée. Leur surface articulaire avec les phalanges unguéales offre la même dissymétrie que chez les Ours, ce qui indique un même degré de rétraction de ces dernières. La seule phalange unguéale que l'on possède semble être celle du dernier doigt de la patte antérieure. La longueur de la partie osseuse de la griffe est la même que chez les grands Ours, mais elle est cependant plus mince et plus haute. La légère rétraction de la phalangette sur la phalangine appuie aussi l'idée d'une griffe longue et arquée.

Une première phalange du premier doigt, courte et se terminant par une surface articulaire simple, nous révèle un premier doigt ne possédant que deux phalanges. Ses proportions par rapport aux autres doigts correspondent assez bien à celles de l'Ours Grizzli.

Les rares phalanges d'*Amphicyon lemanensis* que j'ai pu examiner présentent les mêmes caractères.

Bassin. — Le bassin d'*A. major* est très proche de celui du Lion et n'offre aucune ressemblance avec celui des Ours. Sa taille est aussi celle de celui d'un fort Lion, mais il est un peu plus robuste. L'aile iliaque, forte et allongée, se creuse dans sa face externe d'une profonde dépression allongée. Les surfaces d'insertion pour les muscles fessiers sont aussi

Source : MNHN, Paris

développées que chez le Lion, ainsi que la tubérosité sur laquelle, en avant de la cavité cotyloïde, s'insère le Droit antérieur. La surface d'insertion du muscle Iliaque, en arrière de l'épine iliaque antéro-inférieure et en avant de l'éminence iléo-pectinéale, est un peu plus développée. Il en est de même pour l'éminence iléo-pectinale sur laquelle s'attache le Psoas. La cavité cotyloïde est grande et la surface articulaire est en net relief au-dessus du fond du cotyle. Le sourcil cotyloïdien est épais et la gouttière sous-cotyloïdienne est étroite et profondément engagée sous la terminaison postérieure de la surface articulaire fémorale, comme chez le Lion. L'ischion est allongé et sa face externe peut se diviser en une face latérale plate, plus haute que chez le Lion, et une face inférieure orthogonale à la première. L'axe de l'ischion n'est pas dans le prolongement de celui de l'os iliaque comme chez les *Felis* mais est relevé d'une trentaine de degrés. En avant de l'épine sciatique, la grande échancrure sciatique est bordée par une crête — dite crête ischiatique — particulièrement aiguë. L'épine sciatique elle-même est repoussée en arrière jusqu'au milieu du bord supérieur de l'ischion. De ce fait l'Obturateur interne, qui sort du bassin en glissant sur la petite échancrure sciatique, et les Jumeaux du bassin, qui s'insèrent sur la face externe de l'ischion à ce niveau, agissent sur le fémur comme des bras de levier plus longs que chez *Felis*. L'Obturateur interne et le Jumeau inférieur de la cuisse, qui sont des rotateurs de la cuisse en dehors, ont donc une action plus efficace que chez *Felis*. Le Jumeau supérieur de la cuisse, qui chez *Felis* est un Abducteur de la cuisse, est ici comme chez *Helarctos* un muscle très fort servant de rotateur en dehors. Enfin, le bord supérieur du trou obturateur est fort mince et s'étend considérablement en arrière, découvrant un trou obturateur plus grand que chez l'Ours et le Lion.

Fémur. — Le fémur est long et fort, très semblable à celui du Lion dans sa partie moyenne élancée et son extrémité distale, mais présentant une extrémité proximale très ursoïde. A force égale il est un peu plus court que celui des grands Ours. La tête articulaire est bien ronde, orientée très obliquement vers le haut et séparée du corps de l'os par un col très étranglé. Le grand trochanter arrive à un niveau plus bas que la tête articulaire. Une baisse plate et large existe entre les deux. Ces dispositions sont celles des Ours. Entre la fosse digitale et le deuxième trochanter s'étend une petite aire plate qui n'existe que chez certains Ours *(Helarctos)* et fait toujours défaut chez les Félins. Le troisième trochanter est très comparable par son emplacement et son importance à celui des Ours. Par contre le deuxième trochanter, très en saillie, est beaucoup plus fort que celui du Lion et des plus grands Ours.

Sur le grand trochanter, les insertions des Fessiers moyen et profond et du Pyramidal se présentent comme chez le Lion. L'insertion du Fessier superficiel, sur le troisième trochanter, est beaucoup plus marquée que chez le Lion, et autant que chez les Ours. Nous avons vu que sur le bassin, les insertions du Psoas et de l'Iliaque étaient plus fortes que chez le Lion et l'Ours ; il en est de même sur le fémur. Au sommet de la face antérieure

Source : MNHN, Paris

du fémur, le grand trochanter ne dresse pas comme chez le Lion d'apophyse en saillie pour servir d'insertion au Vaste externe, mais la partie supérieure de cette surface d'insertion, assez plate, ressemble plutôt à celle des Ours. Le Vaste interne imprime au contraire sur le fémur d'*A. major* une insertion comparable à celle du Lion. La diaphyse est

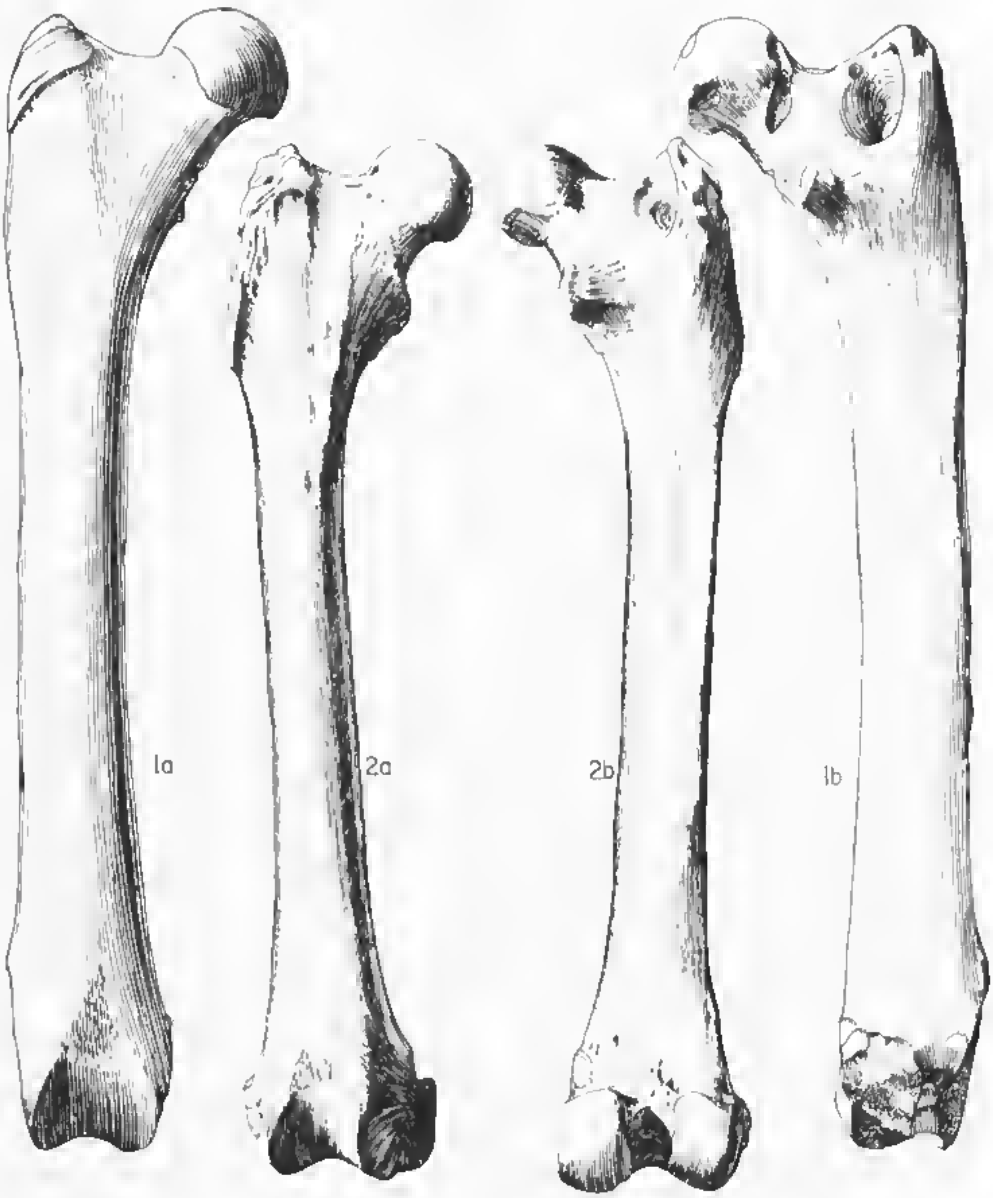


FIG. 13. — *Amphicyon major*. *1)* Fémur droit (150) : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *2)* Fémur droit (147) : a, face antérieure ; b, face postérieure. Grandeur naturelle × 1/3.

Source : MNHN, Paris

longue et de section arrondie comme chez les *Felis*. On devine par les insertions rugueuses de la face postérieure un Pectiné, un Demi-membraneux, un Jumeau externe de la jambe et des Adducteurs fort semblables à ceux du Lion.

L'extrémité distale n'est pas, chose curieuse, réduite dans le sens antéro-postérieur comme chez les Ours ou d'autres animaux plantigrades, tels que *Meles*, *Procyon* ou *Cryptoprocta*. La surface rotulienne est large et profonde, les condyles sont aussi développés que chez le Lion et légèrement plus rapprochés. La disposition des ligaments du genou est semblable à celle de *Felis leo*. On voit même une petite fossette en avant de l'insertion du ligament Croisé antérieur et une petite crête oblique en arrière du ligament Croisé postérieur, dispositions qui existent chez les grands Félins, Tigre et Lion, mais qu'on ne retrouve pas sur le Jaguar et le Puma.

Le fémur est de tous les os celui qui présente le plus de différences entre *Amphicyon major* et *Amphicyon lemanensis*. Chez celui-ci en effet le col est très réduit et la tête fémorale s'attache au corps de l'os comme chez les *Felis*. Le deuxième trochanter est en outre situé plus haut.

Rotule. — La rotule est très spéciale. Elle est large et de contour plus elliptique que celles des Ours et du Lion.

A la face antérieure, le tendon du Quadriceps s'insère sur une protubérance plus centrale et plus dissymétrique que chez ces animaux. Les surfaces d'insertion pour le Vaste interne et le Vaste externe sont bien délimitées, de part et d'autre de cette protubérance. Le tendon rotulien s'insère plus bas sur une large surface plate relevée latéralement de chaque côté. Cette dernière disposition existe, mais de manière moins accentuée, chez l'Ours de Syrie.

Tibia. — Le tibia est un os peu caractéristique. Celui d'*A. major*, bien qu'à peu près identique à celui du Lion, est aussi assez proche de celui des grands Ours.

Il est un peu plus court que celui de *Felis leo*, la carène antérieure est plus arrondie et certains échantillons sont légèrement arqués. La surface d'insertion du ligament rotulien est resserrée et reliée au plateau supérieur par un étroit pont osseux comme chez le Lion, mais assez peu différent de celui que l'on observe sur l'Ours gris.

La face postérieure est assez fortement bombée, comme chez les Ours. Au-dessus de la malléole interne, la gouttière pour le tendon du Chef interne du Perforant creuse à côté de celle réservée au Tibial postérieur une gorge beaucoup plus large et plus profonde que chez le Lion, mais moins que chez l'Ours gris. Elle est dominée du côté externe par une petite apophyse allongée et aiguë. Au même niveau le Chef externe du Perforant glisse sur une surface plus réduite.

Les surfaces d'insertion musculaires ont les mêmes rapports entre elles que chez le Lion, excepté celle du Chef externe du Perforant qui est beaucoup plus réduite, et celle du Tibial postérieur qui est considérablement plus développée. Ceci appelle une remarque. Le Perforant est un fléchisseur des doigts et le Tibial postérieur un fléchisseur du tarse. Chez

Source : MNHN, Paris

les Carnivores digitigrades, le Perforant est plus développé, l'animal se projetant en avant sur la pointe des doigts, tandis que chez les plantigrades (Blaireau, Ours, Cryptoprocte), le muscle fléchisseur du tarse augmente en importance. *Amphicyon major* présente là une disposition intermédiaire entre celle des Carnivores plantigrades et celle des digitigrades.

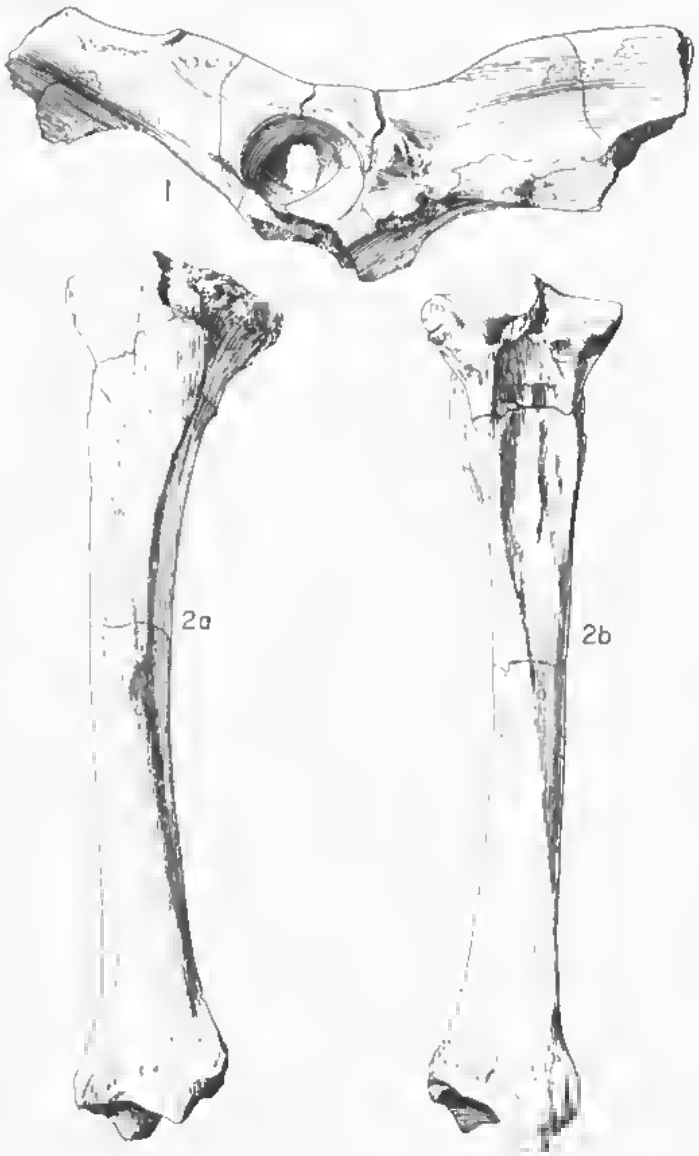


FIG. 14. — *Amphicyon major*. — *1)* Bassin côté droit (115), face externe ; *2)* Tibia gauche (155) ; a, face antérieure ; b, face postérieure. Grandeur naturelle × 1/3.

Source : MNHN, Paris

Un tibia complet d'*Amphicyon rugosidens* de Saint Gérand-le-Puy s'est montré en tout point comparable, à la taille et à la force près, à celui d'*A. major*. Par contre, deux tibias incomplets d'*Amphicyon lemanensis* Pomel du même gisement montrent une face postérieure beaucoup plus fortement bombée, allant jusqu'à former un début de crête médiane dans la partie distale de cette face postérieure, et une aire d'insertion du Chef externe du Perforant bien plus développée par rapport à celle réservée au Tibial postérieur que sur l'espèce de Sansan. L'extrémité distale du tibia d'*A. erassidens* se différencie seulement de celui d'*A. major* par ses coulisses moins accusées pour le Chef interne du Perforant et le Tibial postérieur, et que ne guident pas des crêtes osseuses. Chez *A. landesquei*, du Stampien de la Milloque, le rapport des surfaces d'insertion du Chef externe du Perforant et du Tibial postérieur est le même que chez *A. lemanensis*.

Astragale. — Cet os n'a pas d'équivalent exact ou approché chez les Carnivores modernes. Sa poulie est plus large, plus profonde et moins

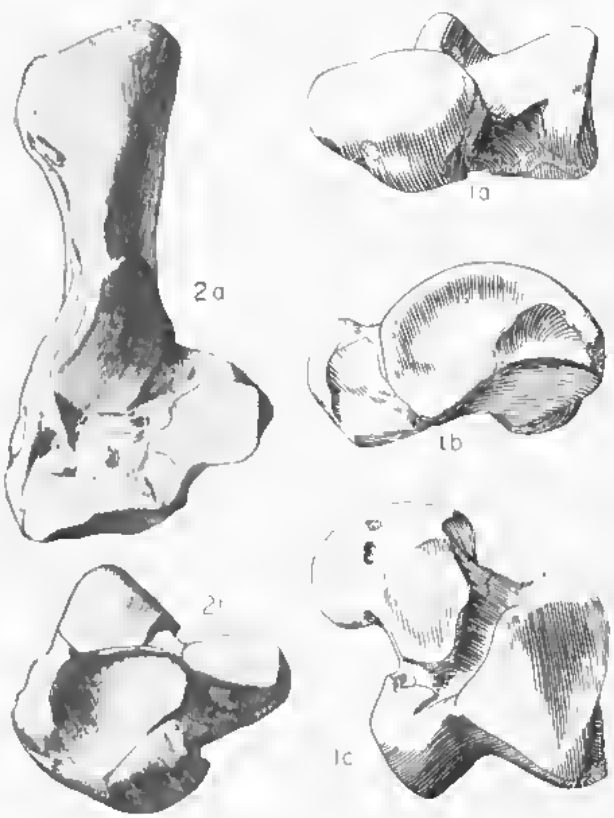


FIG. 15. — *Amphicyon major*. — *1)* Astragale gauche (162) : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face inférieure ; *2)* Calcanéum droit (160) a, face supérieure ; b, face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

dissymétrique que chez les grands *Felis*. La tête naviculaire est large et aplatie comme chez les Ours, mais plus rejetée vers l'intérieur et séparée du corps de l'os par un étranglement marqué. La surface articulaire naviculaire enveloppe complètement cette tête en dedans, ce qui indique déjà un allongement transversal pour le naviculaire et, par voie de conséquence, la présence d'un premier doigt bien développé. Les surfaces calcanéennes sont larges et peu arquées, comme chez les Carnivores plantigrades. La surface articulaire calcanéenne postérieure est presque aussi large que longue. La surface articulaire calcanéenne antérieure, fort large aussi, n'atteint pas en avant le bord inférieur de la rotondité de la surface naviculaire, comme chez les plantigrades actuels, mais une petite butée verticale sur laquelle se prolonge la surface naviculaire et qui semble limiter les mouvements du naviculaire sur la tête astragalienne. Cette disposition, si nette chez *Amphicyon major*, ne se retrouve ni chez *A. lemanensis* ni chez *A. crassidens*, la petite butée étant plus en retrait de telle sorte que la surface calcanéenne antérieure se situe, vue en *norma lateralis*, sur la même courbure que la rotondité de la tête astragalienne. Un astragale d'*A. crassidens* provenant de Selles-sur-Cher montre même un aplatissement plus grand de la tête naviculaire de telle sorte que la rotondité principale atteint le bord de la surface calcanéenne antérieure.

Calcanéum. — Le calcanéum d'*Amphicyon major* offre les plus grandes ressemblances avec celui des Ours. Il est cependant plus allongé et plus étroit que chez la plupart d'entre eux. Le *Sustentaculum tali* est mince et en position très avancée comme chez de nombreux animaux plantigrades, les surfaces astragaliennes sont à grand rayon de courbure, la tubérosité postérieure est renflée tout comme chez les Ours, le Blaireau et le Cryptoprocte. Les surfaces astragaliennes sont moins larges que chez les Ours, mais plus que chez le Lion ; le tubercule péronéen, comme chez ce dernier, est très effacée. Ces deux caractères montrent bien ce que l'étude du tibia avait déjà fait entrevoir : la cheville d'*Amphicyon* est plus mince que celle des Ours et se rapproche dans une certaine mesure de celle des Félins.

La surface cuboïdienne est en forme de triangle allongé, comme chez les Ours, et est légèrement déprimée en cupule.

La tubérosité postérieure présente du côté plantaire une très forte insertion pour l'Abducteur du cinquième doigt.

Sur la face interne, l'insertion de la Chair carrée de Sylvius ou Accessoire du Perforant est fortement marquée, moins cependant que chez le Grizzli, et s'étend jusqu'à la tubérosité postérieure. Cette Chair carrée de Sylvius est bien développée chez les plantigrades (*Procyon*, *Meles*, *Gulo*, *Ursus*, *Helarctos*, *Herpestes*, *Cryptoprocta*) où elle sert dans le mouvement de flexion des doigts. Chez les digitigrades, les mouvements du tarse et des doigts sont synchrones, et la Chair carrée de Sylvius est en régression. Chez *Felis*, elle est réduite à une petite bandelette de chair mince, large, sans force, et chez *Canis* et *Lycaon* elle a disparu entièrement. On peut faire une remarque analogue pour le Court extenseur commun des doigts,

Source : MNHN, Paris

qui laisse une si profonde empreinte en avant de la surface astragalienne postérieure chez *Meles*, *Cryptoprocta* et *Amphicyon major*.

Le calcanéum d'*Amphicyon major* se distingue enfin de celui des autres *Amphicyon* par l'ensemble des caractères suivants : face antérieure plus oblique, *Sustentaculum tali* à position plus antérieure, tubercule péronéen réduit à un mamelon allongé sans gouttière externe ni constriction interne et surface astragalienne antérieure non ovoïde mais rejoignant largement le rebord de la face cuboïdienne. *A. crassidens* possède aussi ce dernier caractère.

Naviculaire. — Le naviculaire est mince et allongé transversalement comme chez l'Ours malais. La surface astragalienne, plus large que longue, est creusée en cupule plus profonde. Les facettes correspondant aux trois cunéiformes sont sensiblement alignées, la troisième étant plus longue que large, et concave, la deuxième plus longue que la troisième, la première plus réduite et prise dans la même convexité que la deuxième. Il n'y a pas de surface articulaire cuboïdienne. Ce naviculaire est bien différent de celui d'*Amphicyon lemanensis* qui est beaucoup moins ursoïde, avec une cupule astragalienne plus profonde et plus quadrangulaire, un crochet plus important et une surface d'articulation avec le premier cunéiforme nettement en arrière des deux autres.

Cuboïde. — Le cuboïde d'*Amphicyon major* est très proche de celui d'*Helarctos malayanus* bien que beaucoup plus long. Comme chez celui-ci, en effet, la surface calcanéenne est oblique par rapport au corps de l'os, la surface articulaire métatarsienne est triangulaire et peu concave, le crochet postérieur est allongé en fort bourrelet parallèle à la face inférieure et domine sur toute la largeur de l'os la profonde gorge dans laquelle coulisse le Long Péronnier latéral. La facette pour le troisième cunéiforme est petite et plane. Il n'y a pas par contre de facette d'articulation pour le naviculaire.

L'angle important que font entre elles les surfaces articulaires astragalienne et métatarsienne correspond à un large écartement des deux derniers doigts par rapport à l'axe du pied. Ce fait, que l'on retrouve sur les Ours et le Cryptoprocte, est à peine sensible chez le Lion et inexistant chez le Loup.

Métatarsiens. — Les métatarsiens d'*Amphicyon major* sont courts et trapus à la manière de ceux des Ours. Les surfaces d'articulation entre eux sont aussi peu saillantes. Les surfaces articulaires proximales sont arrondies en portion de cylindre, indiquant des mouvements du pied assez souples. Par contre, la longueur de ces métatarsiens ne croît pas du premier au dernier doigt comme chez les Ours, mais les plus centraux sont les plus longs. Les extrémités distales se terminent par des surfaces articulaires bien arrondies, presque comme chez les Félins. Chez les grands Ours au contraire, et chez le Blaireau, ces surfaces articulaires sont étalées transversalement en forme de petits tonnelets. Chez le Cryptoprocte et l'Ours malais elles ont au contraire la même forme que chez les Amphicyons.

Source : MNHN, Paris

Mt I, bien développé, possède une extrémité proximale forte, occupée principalement sur sa face antérieure par la surface d'articulation avec le premier cunéiforme. Sur la face interne, l'insertion pour le Tibial antérieur est mince et allongée verticalement comme chez *Cryptoproeta*. En arrière se trouvent deux petits condyles proximaux assez rapprochés, séparés par une dépression.

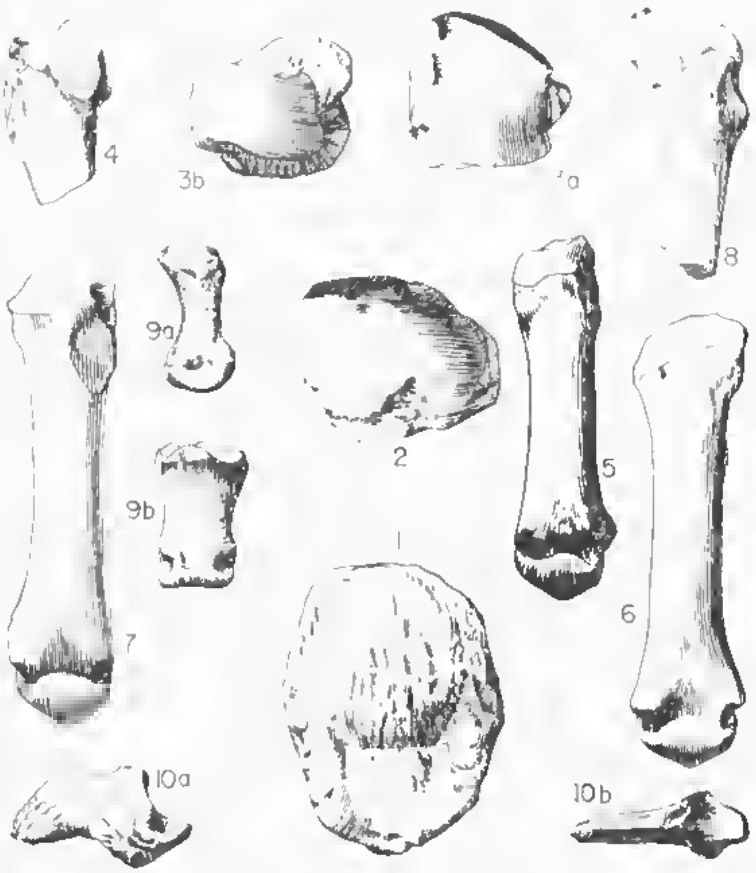


FIG. 16. *Amphicyon major*. — *1)* Rotule gauche (152), face antérieure ; *2)* Naviculaire droit (163), face inférieure ; *3)* Cuboïde gauche (176) : a, face antérieure ; b, face supérieure ; *4)* Premier métatarsien gauche (177), face antérieure ; *5)* Deuxième métatarsien gauche (178), face antérieure ; *6)* Troisième métatarsien gauche (180), face antérieure ; *7)* Quatrième métatarsien droit (182), face antérieure ; *8)* Cinquième métatarsien droit (185), face antérieure ; *9)* Seconde phalange (193) : a, face latérale ; b, face antérieure ; *10)* Phalange unguéale (196) : a, face latérale ; b, face supérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Mt II est massif et court. La facette articulaire proximale est large, convexe et traversée d'avant en arrière par une faible dépression en forme

Source : MNHN, Paris

de gouttière, à un degré identique à ce que l'on peut observer chez *Helarctos malayanus*. En arrière se trouve une petite apophyse en saillie pour l'insertion du ligament commun du tarse. Sur la face externe existent deux facettes articulaires planes pour le troisième cunéiforme, une en arrière et une, plus développée, en avant. Une légère dépression au bas de cette dernière reçoit une petite surface articulaire antero-interne avec Mt III.

Mt III a une facette articulaire proximale très convexe et déclive du côté interne. La partie antérieure en est large et séparée de la partie postérieure plus réduite par un oet étranglement. La facette d'articulation avec Mt II est minuscule, beaucoup plus encore que chez *Amphicyon lemanensis*. Les facettes d'articulation avec Mt IV sont larges et disposées verticalement. En arrière de l'extrémité proximale de ce Mt III existe une petite apophyse pour le ligament commun comme chez *Gulo*, *Cryptoprocta* et, à un moindre degré, *Helarctos malayanus*.

Sur Mt IV, la surface articulaire proximale est assez fortement convexe, comme chez *Thalassarctos maritimus*. Les surfaces articulaires avec Mt III sont plates et très peu inclinées par rapport au plan sagittal du métatarsien, comme chez les Ours. L'articulation avec Mt V est très creuse.

Mt V est plus grêle que les métatarsiens précédents. Sa diaphyse est aplatie et de faible section. La surface d'articulation tarsienne est plus petite que chez les Ours et trouve un équivalent chez *Gulo* et *Cryptoprocta*. L'apophyse articulaire avec Mt IV est aussi bien plus saillante que chez les Ours. Au-dessus de ces surfaces se dresse une apophyse allongée comme chez le Cryptoprocte, destinée à recevoir, par une forte insertion, le tendon du Court Peronier à l'extrémité externe et celui du Pédieux superficiel à l'angle postéro-interne. Le seul échantillon que l'on ait de Mt V est privé de son extrémité distale. On devine cependant que ce métatarsien devait être beaucoup plus court que Mt IV. Les trois derniers métatarsiens complets de l'*Amphicyon major* du Miocène supérieur de la Cerdagne figurés par Depéret et Rérolle (1885) qui sont fort semblables, à la taille et la force près, à ceux de Sansan montrent aussi un cinquième métatarsien plus grêle et plus court que ses deux voisins.

Comparés aux métatarsiens d'*Amphicyon lemanensis*, ceux de l'*Amphicyon* de Sansan sont plus courts à proportions égales et Mt V est plus réduit.

Différences de tailles. — Blainville a réuni et figuré (Ostéographie, genre *Subursus*, *pl. XVI*) sous le nom d'*Amphicyon ? minor* un certain nombre de pièces fossiles de Sansan d'une taille notablement plus faible que les ossements correspondants d'*Amphicyon major* et qui lui paraissaient appartenir à un ou plusieurs animaux fort voisins de ce grand Carnassier. Larlet (1851) a exprimé les plus grands doutes quant à l'attribution de ces os au genre *Amphicyon*. J'ai revu ces ossements. Tous sont imputables au petit Machairodus de Sansan, *Sansanosmilus palmidens*, sauf la petite carnassière supérieure gauche qui appartient à une femelle

Source : MNHN, Paris

d'*Hemicyon sansaniensis* et un grand fragment de cubitus attribuable à *Plithocyon armagnacensis*. La canine brisée, plus problématique, pourrait avoir appartenu à un subié.

Cependant, si les pièces figurées par Blainville sont à rejeter, il reste un certain nombre de dents et d'ossements d'*Amphicyon* bien plus petits que les pièces correspondantes du type d'*A. major* et portant pour la plupart des étiquettes au nom de *Amphicyon minor* et *Amphicyon steinheimensis*. Il y a en particulier un maxillaire complet et une mandibule provenant d'un même sujet, que j'ai fait représenter planche IV et qu'on serait tenté, par homologie de taille, d'attribuer à l'*Amphicyon* de Steinheim. Mais par leur morphologie les dents de cette pièce de Sansan sont bien différentes de celles d'*A. steinheimensis* et sont semblables à celles d'*Amphicyon major*. P^4 présente une région parastylique plus en retrait que sur le type de Steinheim et un talon interne en forme de petit cône à position très antérieure comme chez *A. major*. De même M^1 est plus large, les pentes internes de son protocône sont plus abruptes et le bourrelet interne plus développé que chez *A. steinheimensis* ; le bourrelet basal externe présente la même petite bosse curieuse que l'on remarque au niveau de l'avant du métacône sur *A. major*. M^2 appelle les mêmes remarques pour sa partie interne. A la mandibule, les murailles externes des deux premières molaires sont plus hautes et verticales que chez *A. steinheimensis* et l'angle postéro-interne de M_2 n'a subi aucune réduction. Les prémolaires, tant supérieures qu'inférieures, sont plus allongées et plus écrasées sur les grands échantillons d'*A. major* et le petit sujet de Sansan que sur le fossile de Würtemberg. Ce dernier est enfin beaucoup plus brachyrhynque.

De même une carnassière inférieure isolée de petite taille et encore fraîche de Sansan montre un métaconide important, un hypoconide occupant une place beaucoup moins prépondérante que sur la pièce de Steinheim et un sillon talonidien à position plus médiane qu'interne. Ces ressemblances ne sont pas fortuites et j'attribue sans restriction tous ces échantillons de petite taille à *Amphicyon major*.

Les ossements, par contre, présentent avec le grand individu type d'*Amphicyon major* des différences de taille sensiblement plus fortes que les dents précédentes, comme le montre la dernière colonne du tableau de la fig. 18. Rien ne permet cependant de les séparer morphologiquement de l'espèce *major*. Bien mieux, les trois scaphoïdiennaires, l'astragale et les cinq calcanéums de petite taille présentent tous les caractères par lesquels j'ai montré qu'on pouvait sur ces os distinguer *A. major* des autres Amphicyons. C'est pourquoi il m'a été impossible de les rattacher soit à une autre espèce d'*Amphicyon*, soit à *Pseudocyon sansaniensis* dont ils ont aussi les dimensions.

Enfin, les canines supérieures des petits sujets de Sansan sont remarquables, par rapport aux grandes canines d'*A. major*, par leur face interne très peu bombée, leur sillon latéral externe à peine indiqué, la disparition de leur sillon latéral interne, leur carène postérieure moins aiguë et le guillochage même de l'émail qui est réparti sur une surface

Source : MNHN, Paris

plus restreinte. En outre, quelques-uns de ces échantillons montrent un moindre renflement de la racine au côté interne du collet.

Ces différences évoquent celles d'un dimorphisme sexuel. Si l'on remarque en plus la gracilité des petits métapodes et des calcanéums, on se convaincra aisément que tous ces échantillons ont appartenu à des femelles.

FIG. 17. — *Amphicyon major*. — *1)* Canine supérieure droite (15) d'un individu mâle, face interne ; *2)* Canine supérieure droite (22) d'un individu femelle, face interne ; *3)* Scapholunaire gauche (108) d'un individu mâle, face supérieure ; *4)* Scapholunaire gauche (110) d'un individu femelle, face supérieure. Grandeur naturelle.

Les différences de tailles, atteignant 30%, peuvent choquer par leur ampleur. Dans le loess villafranchien de Saint-Vallier, J. Viret (1954) a signalé des différences d'ordre sexuel chez *Ursus etruscus*. Les mesures

Source : MNHN, Paris

	Type	Sa3	Sa9	Sa22	Sa24	Sa28	Sa45	Sa91	Sa92	Sa99	Sal00	Sal09	Sa 52	Sal10	Sal72	Sal73	Sal74	Sal75	Sal43	Différences de tailles en %
I^3 longueur collet	15,7	12,3	12,4																	22 21
C Sup. long. collet	27	20,7		21,6	20															24 20 26
P^4 longueur	31,9	26,1				26,7														18 15
M^1 largeur	34,3	27,3																		20
M^2 largeur	32,5	27,2																		15
M_1 longueur	36,5	30,2					31,9													18 12
Humérus largeur surface articulaire distale	65							45	51											32 21
Radius larg. ain.	29									22,8										21
Radius larg. tête	48										34									28
Scapholunaire long.	33,5											29,2	28,4	24,3	49,5					13 15 27
Astragale largeur	56,5															38,4	37,7	33,7	36,9	12 20 22 30 23
Calcanéus longueur surf. artic. astragaliennes	48																			

FIG. 18. — Tableau montrant les variations individuelles de taille chez *Amphicyon major*. Seules figurent les mesures relevées sur les échantillons de petite taille et sur un seul des grands individus. Il s'agit du sujet type, qui est représenté par de nombreux ossements et qui atteignait sensiblement la taille optima de l'espèce. La dernière colonne indique les écarts entre les dimensions des petits échantillons et celles du grand individu pris comme sujet de comparaison. Ces écarts sont ramenés en pourcentage par rapport à la dimension respective de chaque ossement de ce grand sujet.

Source : MNHN, Paris

qu'il donne correspondent à des variations de taille atteignant à la limite 8% sur M_1, 21% sur P^4, 12% sur Mt IV et 17% sur Mt III. D'autre part, dans le très riche matériel d'*Ursus spelaeus* récolté par le Dr Didier dans une seule grotte quaternaire de Gondenans-les-Moulins (Doubs) et très aimablement déposé au Muséum de Paris, j'ai constaté des différences de taille atteignant 30% pour les astragales, et plus faibles pour les autres os (14% pour les calcanéums par exemple).

Les variations de taille à l'intérieur de la population d'*Amphicyon major*, quoique importantes, ne paraissent donc pas inconcevables.

Le dimorphisme sexuel jouant sur la taille est en général peu marqué chez les Carnivores. Il semble se manifester avec le plus d'intensité chez les Ursidés, où il est connu non seulement chez *U. etruscus* et *U. spelaeus* mais aussi chez les Hémicyoninés (Colbert 1939, Ginsburg 1955). Il est intéressant de le retrouver chez les Amphicyons, qui représentent justement à l'intérieur des Canidés un groupe à nombreuses tendances ursoïdes.

Rapports et différences. — Stehlin (1907) a signalé dans le Burdigalien ancien de Chilleurs-aux-Bois, Artenay et Fay, ainsi que dans le Burdigalien récent de Baigneaux-en-Beauce une grande espèce d'*Amphicyon* très proche par ses dimensions de l'espèce de Sansan. Décrivant plus tard (1925) des restes d'*A. major* de l'Helvétien inférieur de Pontlevoy, il précisait que certaines pièces d'Artenay et de Baigneaux atteignaient les dimensions de l'espèce vindobonienne et que les pièces légèrement plus petites, « mais morphologiquement semblables » des mêmes gisements pouvaient être difficilement rapportées à une autre espèce. J'ai revu ces pièces, plus quelques autres récoltées depuis, dans les collections des Muséums de Bâle et de Paris. La taille est celle de l'animal de Sansan et les différences morphologiques sont bien faibles. Il existe donc en France depuis le Burdigalien ancien un *Amphicyon* extrêmement proche de l'*A. major* type.

On connaît par ailleurs *A. major* jusque dans le Pontien. Depéret et Rérolle (1885) ont en effet décrit, subordonné à des argiles sableuses et des argiles ligniteuses à *Hipparion gracile* et *Sus major*, un *Amphicyon* plus petit que le type de Sansan et que ces auteurs ont nommé *A. major* var. *pyrenaïcus*. J'ai pu examiner ces pièces au Muséum de Paris. Leur taille est exactement celle des femelles de l'*A. major* de Sansan et morphologiquement, les seules différences un peu notables sont, pour l'animal de la Cerdagne, un plus grand effacement du talon interne de la carnassière supérieure et du talonide de la carnassière inférieure.

Résumé des caractères anatomiques d'Amphicyon major. — Rappelons brièvement les caractères anatomiques d'*A. major* pouvant donner des renseignements sur son allure extérieure et sa biologie :

Prémaxillaire allongé, maxillaire haut, mandibule longue et forte. Canine supérieure longue et lacérante ; prémolaires, sauf P^4, espacées et régressées ; molaires longues, larges, très robustes. Vertèbres cervicales plus longues que chez les Ours. Vertèbres dorsales semblables à celles

Source : MNHN, Paris

des Ours ; vertèbres lombaires plus longues que chez les Ours ; vertèbres caudales plus fortes à rang égal que chez le Lion. Omoplate, humérus, radius, cubitus et articulation du coude très ursoïdes, avec cependant olécrâne aussi développé que chez le Lion. Muscles pronateurs et supinateurs de même force que chez les Ours. Scapholunaire très proche de ceux du Blaireau, du Glouton et du Cryptoprocte, avec surfaces articulaires lâches. Pisiforme ramassé et court, de forme comparable à celui du Blaireau et du Cryptoprocte. Unciforme très proche de celui du Glouton et du Cryptoprocte. Cinq doigts de la proportion de ceux de l'Ours grizzli, mais les plus longs sont les doigts centraux. Bassin de Lion. Fémur léonin par ses proportions et sa partie distale, ursoïde par sa partie proximale. Attache du fémur sur le bassin comme chez les Ours mais musculature de la cuisse et de la jambe comme chez le Lion, muscles rotateurs de la cuisse en dehors et en dedans cependant plus puissants. Tibia très semblable à celui du Lion. Muscles fléchisseurs du tarse plus développés par rapport à ceux des doigts que chez le Lion, mais moins que chez les Ours. Astragale à poulie profonde comme chez le Lion mais plus large, et à tête étalée, ursoïde. Calcanéum de proportions ursoïdes mais cependant plus allongé et plus étroit. Forte insertion de la Chair carrée de Sylvius. Navicullaire et cuboïde assez ursoïdes, mais ce dernier plus allongé. Métapodes de la patte postérieure courts et trapus à articulation proximale lâche comme chez les Ours et à articulation distale arrondie en portion de sphères comme chez les Lions. Griffes étroites et allongées des Ours. Doigts centraux plus longs que les extrêmes.

Conclusions sur l'allure physique d'Amphicyon major. — *Amphicyon major* était un animal très proche de l'Ours par ses proportions. Les plus grands individus atteignaient la taille du Grizzli de l'Amérique du Nord, *Ursus arctos horribilis*, et étaient donc d'une aussi grande force musculaire. La tête était cependant considérablement plus forte et longue, la face plus haute, la mâchoire plus puissante. Le corps était plus allongé. La queue était de beaucoup plus forte que chez le Lion, et plus longue. Les membres étaient très légèrement plus courts que ceux des Ours. Le membre antérieur avait des proportions très ursoïdes. La patte pentadactyle qu'il posait à plat sur le sol était large et armée de griffes non rétractiles, longues et recourbées. Les doigts extrêmes étaient plus courts que chez les Ours. Les mouvements étaient très délies, à la fois précis et puissants comme ceux des Ours. Le membre postérieur, d'allure plus élancée, était encore bien arqué. Le pied était plus étroit que chez l'Ours et le talon reposait plus rarement sur le sol. *Amphicyon major* était plus rapide dans sa course que les grands Ours modernes mais ses bonds n'atteignaient pas l'ampleur de ceux des grands Félins actuels.

Biologie. — Les dents broyeuses d'*Amphicyon major* sont particulièrement développées et rappellent par leur massivité les dents d'Hyène. L'usure de ces dents se fait comme chez les Hyènes par abrasion horizontale des pointes ; les tranchants sont toujours marqués d'usure beaucoup

Source : MNHN, Paris

plus faible, même chez les vieux individus. *Amphicyon major* était donc un puissant broyeur d'os.

Mais l'anatomie d'*Amphicyon major* n'est pas celle des broyeurs d'os modernes. Ses canines supérieures sont longues, effilées et aussi lacérantes que celles de nos plus grands Félins. Comme ceux-ci, il est de plus à son époque le Carnivore le plus grand et le plus fort de la région où il vit. Quoique naturellement plantigrade quand il marche ou trotte, il peut, par les caractères félinoïdes de son membre postérieur, être considéré comme un animal relativement rapide car il est capable de bonds longs et puissants. Je pense qu'il jouait à l'Helvétien moyen, sur le versant Nord-pyrénéen, le rôle écologique du Lion actuel en Afrique ; il y régnait en véritable roi des animaux et s'attaquait aux proies de grande taille qu'il atteignait de la même manière, en quelques bons rapides.

Pseudocyon sansaniensis Lartet

(Pl. V, fig. 1 à 3)

207. — Mandibule droite avec C, P_1-M_2. Type. long. M_1-M_2: 47 mm. Fig. Filhol (1891, pl. X, *fig.* 1, 2, 3).
208. — Canine inférieure gauche brisée.
209. — Canine supérieure.
210. — M^2 gauche. 12,1 mm × 18,2 mm.
211 à 213. — Vertèbres dorsales.
214. — Dernière vertèbre lombaire.
215. — Radius droit complet. Long. 236,6 mm. Dimensions de la tête : 35,3 mm × 25,5 mm.
216. — Extrémité distale de radius gauche.
217. — Cubitus droit complet. Long. 260,6 mm.
218. — Scaphotunaire gauche. Dimensions de la surface articulaire ; 31,4 mm × 21,5 mm.
219. — Magnum gauche.
220-221. — Unciformes gauches.
222. — Fémur gauche à extrémité proximale brisée.
223. — Extrémité distale de tibia.
224. — Astragale droit. Long. 41,5 mm.
225. — Phalangine.

La mandibule et la tuberculeuse isolée ont très vraisemblablement appartenu au même sujet assez âgé. Les pièces squelettiques ont toutes appartenu à un même sujet encore jeune, sauf le cubitus et l'unciforme 221, qui proviennent aussi d'un même individu.

La rareté des restes conservés de *Pseudocyon* n'a pas encore permis de se faire une idée complète de ce genre. Son existence est cependant bien établie par les belles séries dentaires trouvées à Sansan, Chilleurs-aux-Bois et Saint-Gérand-le-Puy. L'espèce type est celle de Sansan, fondée en 1851 par Lartet sur une mandibule. Je n'ai d'abord pu lui rapporter, parmi le matériel de Sansan, qu'une canine inférieure brisée et une

Source : MNHN, Paris

tuberculeuse supérieure. Puis j'ai rassemblé un petit lot de pièces squelettiques se rapportant à un Amphicyonide de la taille d'un très fort *Amphicyon lemanensis*. Morphologiquement, la plupart de ces pièces se départent nettement d'*A. major*, et fort peu d'*A. lemanensis*. Cependant le cubitus, le scapholunaire, l'unciforme, le calcanéum et la petite phalangine offrent trop d'écarts avec les os correspondants d'*Amphicyon* pour appartenir à ce genre. J'ai donc rangé ces os chez *Pseudocyon sansaniensis*, dont ils ont précisément la taille. Ceci étant acquis, j'ai attribué aussi au même animal un radius droit complet, une extrémité distale de radius gauche, le magnum, le fragment de tibia et l'astragale qui provenaient certainement du sujet qui a livré le scapholunaire, l'unciforme et la petite phalangine.

Mandibule. — La mandibule de *Pseudocyon sansaniensis* est particulièrement robuste. C'est un os haut, épais et qui ne s'amincit pas en avant comme chez *Amphicyon*. Au niveau de la canine il s'élargit assez fortement. Le bord inférieur de la branche horizontale est à peu près rectiligne jusqu'au niveau de la fosse massétérine, à partir duquel il amorce une légère convexité. La fosse massétérine ne descend pas très bas mais est limitée inférieurement par une petite crête au-dessous de laquelle s'étend une surface très légèrement concave servant d'insertion au Masséter antérieur. Cette disposition ressemble beaucoup à ce que l'on peut observer chez *Thaumastocyon bourgeoisi*. En avant, les deux trous mentonniers sont assez haut situés, respectivement sous la première et la troisième prémolaires.

Denture. — La mandibule est complète jusqu'au bord symphysaire et laisse voir les racines arasées des incisives. Filhol a signalé trois incisives, d'importance à peu près égale. On ne peut cependant suivre cette opinion lorsqu'on a examiné la pièce. Le contour des dents se détache nettement en ocre sur le fond plus gris de l'os mandibulaire. Il ne peut y avoir de doute, il n'existe entre le bord symphysaire et la canine que deux dents incisives, très fortes toutes les deux. La première, le long du bord interne, est allongée et plus étroite. La seconde, près de la canine, est beaucoup plus volumineuse et de section ovoïde. Cette dent est fêlée dans le sens longitudinal et Filhol y a voulu voir deux dents séparées. La figure de sa planche X, avec la fêlure exagérée et le contour de la dent un peu transformé, rend compte assez de sa manière de voir. Les mesures qu'il donne sont des plus aberrantes. Les deux incisives sont I_1 et I_3. Entre les deux et rejeté en avant, le long du bord interne de I_3 existe un petit chicot ocre, plus ou moins oval, long de 3 millimètres et large de 2, qui pourrait correspondre à une I_2 extrêmement réduite.

La canine, très déjetée vers l'extérieur, est une dent massive, épaisse et recourbée, assez voisine de celle d'*Amphicyon major*. La carène antéro-interne est cependant plus en retrait. Une canine isolée de l'Helvétien inférieur de Rimbez (Landes) appartenant à la collection de Géologie de l'Institut Catholique de Paris et beaucoup plus complète que celle de Sansan, mais en tous points identiques, montre sur sa face externe les

Source : MNHN, Paris

mêmes petits gnillochages serrés qui, chez les femelles d'*A. major*, sont comme l'amorce d'un sillon externe. Les prémolaires sont réduites, biradiculées, espacées et régulièrement croissantes. Comme sur *A. major*, P_4 a une pointe principale légèrement inclinée vers l'arrière, un deutéroconide aigu et un fort bourrelet basal. En avant, la dent est plus courte et le petit stylide accessoire est rejeté du côté lingual. Les murailles du trigonide de M_1 sont moins hautes et moins élancées que chez les Amphicyons, le métaconide est plus petit, dressé moins verticalement et plus en arrière du protoconide. Le talonide est court et composé d'un fort hypoconide très prédominant à côté d'une petite crête interne arrondie et saillante comme chez *Thaumastocyon bourgeoisi* et sans trace de

FIG. 19. — *Pseudocyon sansaniensis*. — Canine inférieure gauche (208) : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale. Grandeur naturelle.

différenciation en tubercules. Le sillon talonidien n'est pas individualisé, M_2 est plus courte que chez les Amphicyons. La partie antérieure est plus réduite mais d'une conformation analogue. Le talonide, plus long, est composé d'un hypoconide très bas, aigu, en forme de crête allongée très rejetée vers l'extérieur, et d'une partie interne plate. Il existe en arrière de cette tuberculeuse une alvéole mal visible pour une dernière dent. Filhol (1891, p. 157), pour se convaincre de l'existence de cette alvéole, n'a pas hésité à scier l'os à ce niveau. La section opérée montre bien une alvéole canine caractéristique.

J'ai retrouvé, dans les collections du Muséum de Paris, une canine et une tuberculeuse supérieures que j'attribue à *Pseudocyon sansaniensis*. La canine est bien conservée mais sa pointe présente une usure naturelle extrêmement forte. Bien qu'assez voisine et de la taille de celles des petites

Source : MNHN, Paris

femelles d'*Amphicyon major*, elle s'en distingue aisément. Les bords postérieur et antérieur sont plus rectilignes et beaucoup moins convergents vers la pointe, indice d'une dent plus longue. La face interne est bombée plus régulièrement, l'arête antéro-interne est plus faible, la face externe plus arrondie et élargie à l'angle antéro-externe. Cette face externe forme avec la face interne un dièdre beaucoup plus ouvert. L'arête postérieure est de ce fait beaucoup moins aiguë. Il y a sur la face externe, du côté de la pointe, un petit guillochage longitudinal de l'émail et une amorce de sillon externe, un peu comme chez les femelles d'*Amphicyon major*. Par contre, la courbure de la dent au niveau du collet semble plus forte, ce qui indiquerait, pour une même orientation de la couronne, une racine plus couchée vers l'arrière que chez *Amphicyon major*.

La deuxième tuberculeuse supérieure est une dent basse et presque sans relief dont l'état de conservation, la couleur et le degré d'usure me font penser qu'elle pourrait fort bien provenir du même sujet que la mandibule type. C'est une dent plus large que longue dont les bords transversaux sont à peu près parallèles. Malgré l'adoucissement des reliefs on distingue un paracône très étalé à côté d'un métacône réduit, et un protocône central ceinturé par un important bourrelet basal en forme de demi-cercle. Ce sont à peu de choses près les caractéristiques de la M² de Steinheim décrite par Helbing (1929) et rapportée par ce savant à *Pseudocyon sansaniensis*. L'échantillon de Sansan est cependant plus court, le protocône y paraît plus important et la réduction du métacône plus accentuée. Ces différences ne font que souligner l'importance des variations individuelles sur ces dernières molaires plus ou moins régressées.

L'usure des dents montre une abrasion horizontale des pointes très forte, mais aussi une usure verticale du tranchant externe de M_1 et M_2 importante.

Rapports et différences. — Comme J. Viret (1929) l'a déjà noté, *Pseudocyon sansaniensis* se distingue des autres Pseudocyons par ses caractères ursoïdes et fait partie d'un rameau un peu différent. Le caractère robuste de la mandibule et l'empâtement des reliefs dentaires ne se retrouvent en effet que sur l'espèce de Sansan. La belle mandibule de *Pseudocyon depereti* Mayet du Burdigalien de Chilleurs (1908, *pl. IX, fig. 4*) est en effet beaucoup plus proche de celle des Amphicyons, avec sa branche horizontale mince, longue et peu élevée, sa fosse massétérine profonde, descendant très bas et non limitée inférieurement par la petite crête aiguë sur laquelle le Masséter antérieur termine sa surface d'insertion. Les denticules des deux premières molaires sont très tranchants, M_2 est réduite en longueur, mais M_3, comme seulement par ses alvéoles, était biradiculée et présentait un notable allongement par rapport à celle de *Ps. sansaniensis*.

L'espèce aquitanienne *Pseudocyon gerandicus* Viret, avec sa carnassière inférieure très tranchante, aux pointes piquantes et au bord interne du talonide différencié, sa tuberculeuse courte et ovalaire, se rattache facilement au rameau de *Pseudocyon depereti*.

Source : MNHN, Paris

Vertèbres. — Ces vertèbres sont identiques à celles des *Amphicyon*. La dernière vertèbre lombaire a cependant un corps vertébral relativement plus aplati que chez *A. major*.

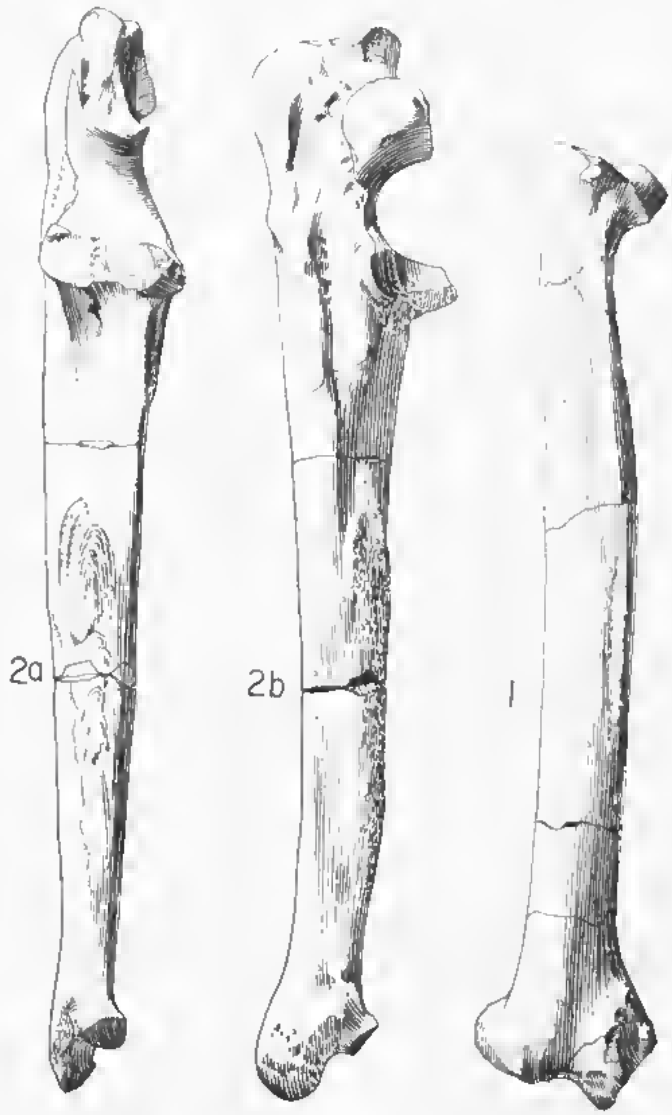


FIG. 20. — *Pseudocyon sansaniensis*. — *1)* Radius droit (215), face antérieure ; *2)* Cubitus droit (217) : a, face antérieure; b, face externe. Grandeur naturelle × 1/2.

Radius. — Le radius complet est celui d'un jeune adulte reconnaissable à une petite ligne de discontinuité très nette entre la diaphyse et l'extrémité de l'épiphyse inférieure, ainsi que la consistance différente de

Source : MNHN, Paris

ces deux parties de l'os. Aussi la gracilité de la diaphyse, par rapport à la force des extrémités, ne doit pas être regardée comme un caractère important. Les critères de différenciation avec *A. major* sont ailleurs : la surface articulaire humérale dessine une ellipse plus resserrée du côté interne, la surface bicipitale est plus réduite, plus courte et, sur le dos de cette insertion existe un méplat très net servant à ce niveau de face externe. Du côté distal, la face externe, sur laquelle s'insère en partie le Carré Pronateur, est un peu plus développée, la face postérieure est bien plus réduite et excavée ; l'apophyse d'insertion pour le Long Supinateur descend plus bas et la gouttière pour l'Extenseur oblique du métacarpe est plus marquée. Enfin la surface articulaire inférieure est beaucoup plus réduite en largeur et plus développée dans le sens antéro-postérieur. A part ce dernier caractère, qui a vraisemblablement une valeur générique, tous les autres caractères se retrouvent à peu de chose près chez *A. lunensis*, dont la taille est assez voisine.

Cubitus. — Le cubitus de *Ps. sansaniensis* se distingue immédiatement de celui d'un Amphicyon par son olécrâne beaucoup plus court. Au sommet de cet olécrâne, la tubérosité antéro-externe est plus développée et située plus en avant. L'os est aussi plus épais et, à taille égale de la région articulaire supérieure, un peu moins long. Le reste de l'os est exactement celui d'un *Amphicyon*.

Scapholunaire. — Le scapholunaire est plus différent. S'il a les proportions de celui de l'*Amphicyon*, sa face supérieure n'a pas de contour quadrangulaire mais présente de bien plus larges arrondis aux angles. Cette surface est aussi plus bombée et nettement moins longue. L'apophyse postéro-interne est moins développée et ne dresse aucune saillie au-dessus de la surface articulaire supérieure. Sur la face inférieure, la surface articulaire pour le trapèze et le trapézoïde est moins creuse tandis

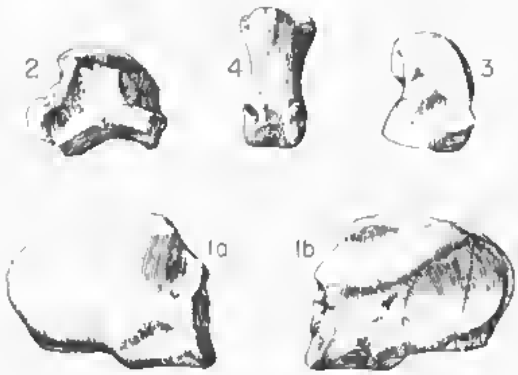


FIG. 21. — *Pseudocyon sansaniensis*. — *1)* Scapholunaire gauche (218) : a, face supérieure; b, face inférieure ; *2)* Magnum gauche (219), face interne ; *3)* Unciforme gauche (220), face antérieure ; *4)* Seconde phalange (225), face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

que celles pour le magnum et l'unciforme, disposant d'un espace plus restreint, sont plus courtes et plus serrées.

Magnum. — Cet os offre une disposition intermédiaire entre celle de l'Ours malais ou du Glouton et celle des Félins. Il est formé d'une lame verticale grêle et allongée posée sur une sole inférieure étroite. La lame verticale est plantée en diagonale sur le quadrilatère de cette sole, comme chez les *Felis*. La surface d'appui pour le trapézoïde, située à l'avant dans l'angle libre de ce quadrilatère et sur le côté antéro-interne de la lame verticale, est plus importante que chez ceux-ci. La surface d'articulation avec Mc II, située à l'arrière de la face interne, est légèrement creuse et bien séparée de la surface d'articulation latéro-antérieure, toujours comme chez *Felis*. Cette dernière surface, comme chez les Ours et le Glouton, est allongée, plus ou moins oblique par rapport à un plan vertical et sert d'appui au trapézoïde. Comme chez le Glouton et l'Ours malais, la lame verticale qui supporte la surface articulaire scaphoïdienne se termine brusquement en arrière par un petit abrupt au-dessus d'une apophyse postérieure assez basse. De même la face inférieure est creusée en berceau, réservant une articulation très souple avec Mc III. Ce mode d'articulation du magnum avec Mc III est celui que l'on trouve chez les plantigrades *Ursus*, *Helarctos*, *Meles*, *Gulo* et *Cryptoprocta*.

Fig. 22. — *Pseudocyon sansaniensis*. — Fémur gauche (222), face postérieure. Grandeur naturelle × 1/3.

Unciforme. — L'unciforme de *Pseudocyon sansaniensis* ne se distingue de celui d'*Amphicyon major* que par sa hauteur relativement plus grande et son étroitesse. Les autres caractères sont si semblables qu'on peut hésiter et se demander s'il ne s'agit pas simplement de l'unciforme d'un petit sujet d'*Amphicyon*, et considérer ces différences de proportions comme en rapport avec des tailles différentes. Mais j'ai rapporté de Saint-Gérand-le-Puy, parmi les restes d'un *Amphicyon lemanensis* d'une taille bien inférieure à celle du *Pseudocyon*, un unciforme qui a exactement les proportions de celui d'*A. major*. L'unciforme élancé de Sansan ne peut donc avoir appartenu à un *Amphicyon*.

Fémur, tibia. — Le fémur incomplet et l'extrémité distale de tibia que nous possédons de *Ps. sansaniensis* ne se distinguent morphologiquement pas de ceux des *Amphicyon*.

Source : MNHN, Paris

Astragale. — L'astragale est semblable à celui d'*A. lemanensis*. Seul le sillon astragalien est plus large et, au lieu de se terminer en cul-de-sac, se relève vers l'arrière et se termine au niveau de la surface calcanéenne antérieure, à l'extrémité postérieure de cette surface.

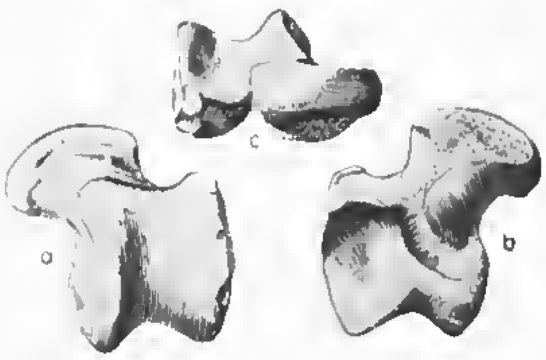


FIG. 23. — *Pseudocyon sansaniensis* — Astragale droit (224) ; a, face supérieure ; b, face inférieure ; c, face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Phalange. — D'un style très amphicyonide, cette petite phalangine est plus allongée que la correspondante d'*A. major*.

Conclusion. — *Pseudocyon sansaniensis* peut donc se définir ainsi par rapport aux Amphicyons : Animal voisin d'*Amphicyon*, de la taille d'*A. steinheimensis*. Mandibule à caractères ursoïdes, haute, épaisse, à bord inférieur rectiligne et grande surface d'insertion pour le Massèter antérieur; deux incisives inférieures seulement, canine inférieure à section plus oblongue, à carène antéro-interne plus en retrait ; P_4 réduite dans sa partie antérieure ; molaires à reliefs plus empâtés ; M_1 sans sillon talonidien net ni entoconide différencié ; M_2 courte, évasée à l'avant, à talonide prédominant et écourté du côté interne ; cubitus un peu plus trapu et à olécrâne plus court ; radius à surface d'articulation carpienne plus étroite ; scaphoïdunaire à surfaces articulaires inféro-externes plus resserrées ; unciforme plus haut et étroit, phalangines plus longues.

Pseudarctos bavaricus Schlosser

(Pl. XVI, fig. 1)

823 Cubitus gauche.

J'ai longtemps hésité sur la détermination de ce cubitus dont le renflement du bord postérieur ne se retrouvait chez aucun autre Carnassier actuel ou fossile avant de le considérer comme un os pathologique. En

Source : MNHN, Paris

l'examinant de près, je découvris alors, dans la région du renflement, des traces en forme de petites cupules, disposées sur les deux faces de l'os et alignées, sur chacune des faces, selon une courbe régulière. Le rapprochement avec les deux métapodes d'Hemicyonides portant des traces certaines de morsure *(pl. XVI, fig. 2 et 3)* me fit alors interpréter ces traces dans le même sens. Il s'agissait de traces de dents et le renflement du bord postérieur de l'os était dû à un début d'arrachage.

Dès lors, la détermination devint plus aisée. La torsion du bec de l'olécrâne, le modelé de la grande cavité sigmoïde relevée en lèvre verticale sur la face externe et très effacée du côté interne, en haut comme en bas, l'importance de l'apophyse coronoïde sur laquelle se creuse même une petite gouttière pour le passage du tendon du Biceps, enfin l'importance et la position, très en avant et très en haut, de la fossette d'insertion du Brachial antérieur et du Clavo-brachial, en font sans hésiter un cubitus d'Amphicyonide. Sa taille correspond à un animal un peu plus petit que celui qui a fourni à La Grive les documents figurés par J. Viret de *Pseudarctos bavaricus*. La différence de taille n'est pas très importante. D'ailleurs, il est possible que la variété helvétienne du *Pseudarctos bavaricus* ait été un peu plus réduite par la taille que la variété tortonienne, ce Carnassier dérivant d'un animal burdigalien encore nettement plus petit, *Amphicyon socialis*.

Source : MNHN, Paris

Sous-famille des Simocyninae

Alopecocyon goeriachensis Toula

(pl. V, fig. 4)

La collection Louis Lartet du Muséum de Toulouse possède une petite mandibule provenant de Sansan et que j'attribue sans aucune réserve à *Alopecocyon goeriachensis*. La pièce porte encore la canine et la série dentaire de P_2 à M_2.

L'os mandibulaire est grêle, allongé et de faible hauteur. La canine, épaisse à la base et pointue, se recourbe légèrement en arrière et présente, comme la pièce type de Göriach, un profond sillon externe. Elle possède aussi une crête antéro-interne, soulevée en avant d'un petit sillon, et une crête postéro-externe. Un bourrelet basal est nettement individualisé entre ces deux crêtes, du côté interne. Les prémolaires sont basses, étroites, allongées et de taille régulièrement croissante d'avant en arrière. P_1 n'est connue que par sa double alvéole. Les autres prémolaires comportent une pointe principale haute que suit une pointe accessoire plus faible. Le cingulum basal se relève à l'avant et à l'arrière en une petite carène aiguë. La carène basale postérieure se prolonge un peu vers l'avant du côté lingual pour se relier au renflement allongé qui descend à l'angle postéro-interne du flanc du protoconide, un peu comme chez *Taxodon sansaniensis*. La carnassière est allongée et n'est guère plus haute que la dernière prémolaire. Le trigonide est bas, le métaconide épais et situé assez en arrière pour être visible en vue externe. Le talonide est court et très creux. Son bord interne est relié à l'arrière de l'hypoconide par une crête continue sur laquelle s'individualisent des petites pointes très fines, deux très resserrées l'une contre l'autre au pied du métaconide, un entaconide plus important à l'angle postéro-lingual, puis une dernière pointe sur le rebord transversal, près de l'hypoconide. La tuberculeuse, unique, est basse et allongée à l'excès. Le trigonide aux trois pointes bien conservées est resserré à l'avant ; le protoconide et le métaconide sont à la même hauteur tandis qu'à l'avant, comme chez les Hémicyonides, s'individualise un petit paraconide. L'hypoconide est bas, allongé et placé assez en avant d'un hypoconulide bien développé. Le bord interne du talonide, prolongement de la pente arrière du métaconide, rejoint en arrière un entaconide relativement bien individualisé. Au niveau de l'entoconide existe un petit tubercule allongé doublant cet entaconide à l'intérieur de la muraille.

La taille de l'*Alopecocyon goeriachensis* de Sansan (M_1 : 10,7 mm) est la même que celle des sujets de Göriach. Les pièces plus récentes d'Oppeln et de La Grive Saint-Alban sont légèrement plus grandes.

Source : MNHN, Paris

Sur la pièce de Sansan, le talonide de M_1 est court et creux, comme sur l'échantillon type de Göriach. La pièce figurée par Thenius (1949, p. 729, fig. 10) est un peu différente, avec un sillon talonidien plus allongé et trouvant presque une ouverture en arrière. A La Grive Saint-Alban, la carnassière inférieure figurée par Viret montre franchement un talonide formé par deux crêtes parallèles ne se rejoignant pas à l'arrière. De même la partie interne du talonide est plus réduite sur le fossile de La Grive.

Dehm, frappé par les ressemblances existant entre *Alopecocyon* et les deux petits Mélinés de Wintershof-West, *Broiliana* et *Stromeriella*, pense qu'*Alopecocyon* pourrait peut-être lui aussi être un Mélinè primitif. Mais les dents inférieures d'*Alopecocyon goeriachensis* ne présentent pas le raccourcissement et l'épaississement que l'on rencontre chez les *Broilianini* et les autres Mélinés. Les molaires d'*Alopecocyon goeriachensis* sont au contraire sveltes et allongées. Quoique bas, le trigonide de M_1 est trop allongé et trop étroit tandis que son talonide est trop court, et M_2 trop longue.

Pour Viret et Thenius, au contraire, *Alopecocyon goeriachensis* est un Canidé et se rattache directement au genre pontien *Simocyon*. Ces deux savants sont arrivés à peu près simultanément à cette dernière conclusion par des voies tout à fait indépendantes et sans connaître apparemment leurs travaux respectifs. J'ai pu comparer la mandibule d'*Alopecocyon goeriachensis* de Sansan avec le *Simocyon diaphorus* de Pikermi jadis décrit par Gaudry. Malgré la différence de taille et l'épaississement général des dents de la pièce attique, les ressemblances sont frappantes. La canine présente la même crête interne forte, le même sillon interne et, le long du collet du côté interne, le bourrelet basal montre le même épaississement. La dernière prémolaire s'élève, sur les deux genres, à la même hauteur que le protoconide de M_1. Sur la carnassière, on suit la ligne d'évolution déjà entrevue en comparant les pièces de Sansan, de Göriach et La Grive : raccourcissement du paraconide, réduction du métaconide et de la partie interne du talonide. M_2 présente chez *Simocyon diaphorus* la même structure que chez *A. goeriachensis* avec un paraconide très réduit en avant et légèrement orienté du côté interne, un protoconide et un métaconide d'importance sensiblement égale, un talonide très allongé, une muraille externe importante et inclinée, un hypoconide et un hypoconulide. Mais sur *S. diaphorus* l'hypoconide est bien développé ce qui est le contraire chez *A. goeriachensis*. Il n'est pas jusqu'à l'os mandibulaire qui présente chez les deux genres une très profonde fosse massétérine et un bord inférieur rectiligne du niveau de P_1 à celui de M_2.

Source : MNHN, Paris

FAMILLE DES URSIDAE

Sous-famille des Hemicyoninae

Hemicyon sansaniensis Lartet

(Pl. VII ; pl. VIII, fig. 1 à 5)

Amphicyon minor Blainville (part.) 1841, genre *Subursus*, p. 91, *pl. XVI*.
Hemicyon sansaniensis Lartet 1851.
Hemicyon sansaniensis Lartet. Filhol (part.) 1891, p. 126, *pl. VIII*, *fig.* 1, 2, 3,5.
(?) *Dinocyon sansaniensis* Frick (part.) 1926, p. 57, (la mandibule) non Frick (1926).
Hemicyon sansaniensis Lartet. Hürzeler (part.) 1944, p. 151, échantillon n° 4 du tableau.
Harpaleocyon sansaniensis (Frick). Hürzeler 1944, p. 133, *fig.* 1*b*, 2*b*, 3*b*, 4*b*, 8.
Pseudocyon sansaniensis Lartet. Villalta et Crusafont 1944, p. 7, *fig.* 1 non Lartet (1851).
Harpaleocyon sansaniensis (Frick). Thenius (part.) 1949 *b*, p. 737, *fig.* 12.
Hemicyon sansaniensis Lartet. Viret 1951, p. 37.
Hemicyon sansaniensis Lartet. Ginsburg 1955, p. 86, *fig.* 1, 5*a*.

226. — Mandibule gauche avec alvéoles de C et P_1, P_2 brisée. Type. Fig. Filhol (1891, *pl. VIII*), Ginsburg (1955, fig. 1*d*, 5*a*).
227-228. — Canines inférieures. 228 brisée.
229. — M_1 droite. Fig. Ginsburg (1955, *fig.* 1*c*).
230. — M_1 gauche brisée. Identique à la précédente.
231. — M_2 gauche. Fig. Ginsburg (1955, *fig.* 1*c*).
232. — I_2 gauche. Fig. Blainville (1841, *pl. XIV*).
233. — Canine sup. gauche peu usée. On voit encore les crénelures sur la carène postérieure. Long. du bord antérieur : 35,5 mm ; épaisseur au collet : 12,3 mm.
234-237. — Canines supérieures brisées. Taille de la précédente.
238-239. — Canines supérieures brisées de petite taille.
240. — Canine supérieure de petite taille. Long. au bord antérieur : 31 mm ; épaisseur au collet : 10,2 mm. Même sujet que 241.
241. — I^3 droite. Fig. Blainville (1841 genre *Subursus*, *pl. XVI*), Ginsburg (1955, fig. 1*a*). Long. : 24,5 mm.
242. — P^4 droite. Fig. Filhol (1891, *pl. VIII*, *fig.* 3), Ginsburg (1955, *fig.* 1*b*). Long. : 26,7 mm.
243. — P^4 droite brisée, légèrement plus forte que la précédente.

Hemicyon sansaniensis a été établi par Lartet en 1851 sur une mandibule figurée plus tard par Filhol (1891, *pl. VIII*). J'ai montré en 1955 comment Ch. Frick avait été amené par la suite à écarter d'*H. sansaniensis*

Source : MNHN, Paris

cette pièce type et à choisir un lectotype. Ce lectotype a malheureusement appartenu à un autre genre, et Ch. Frick a rapproché la mandibule type de Lartet du (?) *Dinoryon* [*sansaniensis* Frick qu'il venait de créer sur les deux tuberculeuses supérieures disparues figurées par Gervais (1853, pl. *LXXXI*, *fig.* 9*)*. En 1944, J. Hürzeler, examinant une carnassière inférieure identique à celle de la pièce de Lartet, a créé pour elle le genre *Harpaleocyon*. J'ai repris enfin, en 1955, la dénomination originelle de Lartet. Ce choix n'est d'ailleurs pas très heureux et j'avoue la maladresse que j'ai eu d'appliquer brutalement les règles de la nomenclature et de restaurer le vieux type de Lartet d'*Hemicyon sansaniensis*. Les noms *Hemicyon* et *Harpaleocyon* recouvraient en effet sans ambiguité des genres précis. Ma publication ayant cependant pris place dans la littérature paléontologique, revenir en arrière ne ferait sans doute qu'embrouiller davantage la question.

Mandibule. — L'os mandibulaire est très incomplet. Le bord inférieur ne devait pas suivre une ligne plus ou moins parallèle au bord alvéolaire mais présenter, comme chez *Hemicyon goeriachensis* une forte et sans doute brusque réduction de hauteur en avant de la P^2. La mandibule est en effet de hauteur très réduite au niveau des premières prémolaires tandis que l'on devine à la forte retombée inférieure du bombement allongé et horizontal du corps de la mandibule juste sous les molaires, l'existence d'une fosse prémassétérine particulièrement importante. La fosse massétérine est profonde et limitée en avant par un petit abrupt qui la surplombe.

On connaît mal les mandibules d'Hémicyons. Celle de l'*H. goeriachensis* de Göriach, qui est brisée en arrière, montre, comme on vient de le voir, la même diminution en hauteur vers l'avant que celle de Sansan tandis que celle d'*H. Stehlini*, dont la partie postérieure a seule été conservée, possède une fosse massétérine très profonde, comme aussi la mandibule de Sansan. Ces caractères ne se retrouvent pas chez *Plithocyon armagnacensis*. Ils sont peut-être propres aux mandibules d'*Hemicyon*.

Denture inférieure. — Des incisives, nous ne possédons qu'une I_2. La racine longue et peu courbe indique bien une dent inférieure. La pointe courte et conique se recourbe légèrement en arrière et domine un fort bombement basal postérieur. Deux petits sillons latéro-postérieurs très courts et d'aspect vestigial subsistent au pied de la pointe. Ils indiquent l'existence, chez les formes ancestrales, de deux crêtes latérales se rejoignant en arrière et qui se sont ensuite réunies au cours de la phylogénie pour former, par empâtement général des reliefs, le gros bourrelet basal postérieur.

La canine est une dent forte, recourbée et déjetée vers l'extérieur. Sa belle section ovalaire est à peine interrompue par la marque légère des carènes postéro-interne et antéro-interne. Cette dernière ne suit pas comme chez *Amphicyon* la même arête du cône formé par la couronne de la dent, mais s'infléchit en arrière dans son tronçon inférieur pour

Source : MNHN, Paris

atteindre le collet en arrière de sa flexure à convexité dirigée vers le haut dessinée par le bord de l'émail. Les carènes ne montent guère au delà du tiers inférieur de la couronne. Il ne subsiste plus haut qu'un angle faiblement marqué à la surface de l'émail.

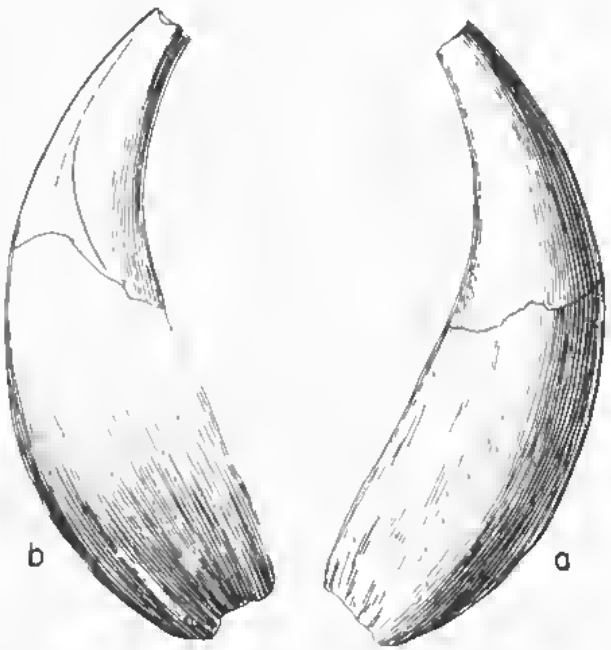


FIG. 24. *Hemicyon sansaniensis*. — Canine inférieure droite (227) : a, face externe ; b, face interne. Grandeur naturelle.

P_1 est uniradiculée mais a laissé sur la mandibule type une alvéole plus grande que celles de P_2. Cela est sans doute dû à son implantation plus oblique. Les autres prémolaires sont biradiculées, régulièrement croissantes de P_2 à P_4, étroites et à profil latéral en triangle isocèle. Il n'y a pas de pointes accessoires. Leur face externe est formée d'une seule surface régulière et légèrement conique. Du côté interne de P_4 existe une amorce de bourrelet basal.

La carnassière inférieure, M_1, est haute, longue, étroite et tranchante. Le métaconide est bien dégagé des pentes arrières du protoconide, et l'hypoconide, en position très postérieure, est relié à la base du protoconide par une petite crête. Les murailles du talonide sont hautes et verticales. Le sillon talonidien, peu profond et sensiblement axial, vient mourir au pied du métaconide. Sur la partie interne du talonide se distingue sur l'échantillon type une amorce très faible de division en deux lobes. Ce talonide est fermé à l'arrière par disparition du sillon talonidien au niveau de l'hypoconide.

Source : MNHN, Paris

M_2 est longue et plus large que M_1. Le métaconide est moins élevé et plus en arrière que le protoconide. En avant de ces deux pointes se creuse une surface très en pente au bord interne de laquelle s'observe encore un paraconide vestigial. L'hypoconide est aigu et le sillon talonidien de direction antéro-interne. La muraille externe est haute et légèrement évasée à l'angle postéro-externe. Comme sur M_1 la bordure interne du talonide tend à se différencier en deux lobes.

M_3 est petite, basse et resserrée en arrière. Au sommet de la muraille externe très couchée le protoconide s'individualise en un petit sommet pointu. Le métaconide, étalé et en forme de mamelon surbaissé, est légèrement plus en arrière que le protoconide, tandis que l'hypoconide très réduit occupe une position extrême à l'arrière de la muraille externe.

Denture supérieure. La canine supérieure est longue, épaisse, pointue, recourbée et de section ovalaire. La couronne est beaucoup plus courte que chez les Amphicyons. La carène antéro-interne est à peine indiquée par un angle faible et visible seulement sur certains échantillons. La carène postérieure est plus nette.

Sur la carnassière supérieure le talon interne, en position médiane, prend la forme d'une crête allongée et un sillon le sépare de bout en bout du reste de la dent. Le paracône est haut et bombé. Le cingulum externe disparaît à son pied et il n'y a pas de parastyle.

Les tuberculeuses supérieures étaient jusque là inconnues. J'ai retrouvé dans les collections Lartet du Muséum de Toulouse les séries dentaires, inférieures et supérieure, presque complètes, d'un même sujet d'*Hemicyon sansaniensis* provenant de Sansan, et qui viennent combler cette lacune. La première tuberculeuse présente un profil occlusal sensiblement quadrangulaire. Les deux tubercules externes, très pointus, ont sensiblement la même importance. La crête interne forme une double courbe beaucoup moins nette que chez *Hemicyon goeriachensis*, mais les deux cuspides qui s'en détachent y sont plus individualisées. La première est peu marquée ; la deuxième, en arrière, plus en saillie. Le bourrelet interne est bien marqué. M^2 est allongée et réduite à l'arrière comme chez *Hemicyon goeriachensis*. Le métacône est réduit par rapport au paracône. La crête interne dessine une large courbe régulière partant de l'avant du paracône et se prolongeant, au niveau du métacône, par une seconde courbe plus petite. Il n'y a pas de point de rebroussement entre les deux arcs, de telle sorte que la petite crête qui chez *Hemicyon goeriachensis* rejoint le métacône se trouve ici isolée et forme une petite colline allongée transversalement. Sur la crête interne s'individualisent encore deux petites pointes, la postérieure étant la plus importante, comme chez *Hemicyon dehmi*. Le bourrelet interne occupe un espace important, tout comme chez *Hemicyon goeriachensis*.

La M^2 de Ravensburg figurée par Hürzeler (1944, fig. 8) et rapportée par lui à *Harpaleocyon sansaniensis* est assez différente. Elle se rapproche plus par sa structure de celle d'*Hemicyon goeriachensis* mais elle est consi-

Source : MNHN, Paris

dérahlement plus grande et plus réduite antéro-postérieurement. Cette dent appartient sans doute à une espèce voisine.

Rapports et Différences. — *Hemicyon sansaniensis* et *Hemicyon goeriachensis* forment un groupe assez homogène. L'espèce de Sansan est plus grande et ses prémolaires sont moins régressées mais, sur les deux espèces, les prémolaires sont simples et leur face externe formée d'une même surface à courbure unique ; les carnassières inférieures ont le même caractère à la fois robuste, tranchant et élancé, et la carnassière supérieure sans parastyle montre un fort bombement antéro-externe.

L'espèce plus ancienne de Poutlevoy, *Hemicyon stehlini*, aux caractères plus archaïques et légèrement plus petite, représente un stade ancestral ou précurseur à l'Helvétien inférieur.

Enfin *Hemicyon dehmi*, du Burdigalien de Wintershof-West, ne paraît être, avec le curieux parastyle de sa P_4, une forme un peu aberrante, issue d'un rameau précocement développé et qui n'est pas sans rappeler les *Hyaenarctos*.

Plithocyon armagnacensis Ginsburg

(Pl. VI)

Amphicyon major Blainville (part.) 1841, p. 121, *pl. XIV* pro parte non Blainville (1841).

Hyaenarctos hemicyon Gervais (part.) 1852, p. 154, *pl. IV, fig.* 2, 1859, p. 210, *pl. LXXXI, fig.* 8.

Hemicyon sansaniensis Lartet. Filhol (part.) 1891, p. 126, *pl. VIII, fig.* 4, *pl. VII et IX*, non Lartet (1851).

Hemicyon sansaniensis Lartet. Frick (part.) 1926, p. 48, fig. 2, non Lartet (1851).

Hemicyon sansaniensis Lartet. Hürzeler (part.) 1944, p. 132, *fig.* 1*a*, 2*a*, 3*a*, 4*a*, non Lartet (1851).

Hemicyonide nov. gen. Hürzeler 1944, p. 143, fig. 76.

Hemicyon sansaniensis Lartet. Thenius (part.) 1949, p. 732, fig. 11, non Lartet (1851).

Plithocyon armagnacensis Ginsburg 1955, p. 92, fig. 3, 5*b*, 5*b*'.

244. — Maxillaire type avec I^3, C, P^3-M^2 droites, P^3, C, P^4-M^2 gauches. Fig. Filhol (1891, *pl. VII-IX*), Ginsburg (1955 *fig.* 3*a*-3*c*, 5*b*').

245. — Mandibule droite type avec M_1-M_3. Fig. Ginsburg (1955, *fig.* 3*b*-5*b*).

246. — Mandibule gauche type avec C brisée, P_2, P_3, M_1-M_3. Fig. Filhol (1891, *pl. VII*).

247 249. — Première, deuxième et troisième incisives inférieures. Même sujet que le type.

250. — Troisième prémolaire inférieure droite du sujet type.

1 à 253. — Premières incisives supérieures droite et gauche, deuxième
25 incisive supérieure droite du même sujet que le type.

Source : MNHN, Paris

254 à 256. — Premières prémolaires supérieures droite et gauche, deuxième prémolaire supérieure gauche du même sujet que le type.

257. — Troisième incisive inférieure brisée. Plus resserrée et plus haute que 249.

258 à 264. — Mandibule gauche avec M_1-M_2, canine inférieure droite, première et deuxième molaires inférieures droites, troisième incisive et canine supérieures droites, première molaire supérieure droite d'un même sujet. Fig. Blainville (1841, *g. Subursus*, *A. major*, *pl. XIV*) Frick (1926, fig. 2).

265. — Fragment de maxillaire avec racines de P^4, M^1 brisée, M^2. Fig. Gervais (1852, *pl. IV*, *fig.* 2, 1859, *pl. LXXXI*, *fig.* 8. *Hyaenarctos hemicyon*) Filhol (1891, *pl. VIII*, *fig.* 1).

266. — Canine inférieure gauche.

268. — Crâne incomplet.

La présence d'un genre assez voisin et contemporain d'*Hemicyon* a été entrevue pour la première fois par Ch. Frick (1926) qui, du lot de pièces étiquetées alors *Hemicyon sansaniensis* dans les collections du Muséum de Paris sépara une forme plus massive et à caractères plus ursoïdes qu'il tenta de rapprocher de *Dinocyon*. Mais la mandibule rapportée à ce (?) *Dinocyon sansaniensis* Frick était en réalité la pièce sur laquelle Lartet avait fondé son *Hemicyon sansaniensis*. Le texte de Filhol (1891, p. 127) qui accompagne la description de cette pièce ne présente aucune ambiguïté. Aussi j'ai rendu à la forme plus ursoïde son véritable nom d'*Hemicyon sansaniensis* Lartet et nommé *Plithocyon armagnacensis* l'animal plus fin, à denture plus piquante (1955).

J'ai pris comme type de *Plithocyon armagnacensis* les deux mandibules et le double maxillaire découverts en connexion par Filhol. Les collections du Muséum de Paris m'ont livré depuis des incisives et des prémolaires isolées que je tiens pour avoir certainement appartenu au même sujet type, ainsi que quelques restes du squelette.

Crâne. — Il s'agit d'une portion postérieure du crâne typiquement ursoïde et présentant avec *Hemicyon ursinus* d'importantes différences. De la taille du Loup, elle doit pouvoir être attribuée à une femelle de *Plithocyon armagnacensis*.

Ce crâne est plus large et moins haut que celui de l'*Hemicyon* américain. La cavité cérébrale est relativement plus volumineuse. La crête sagittale est brisée mais sa base, assez large, semble indiquer une crête puissante. La crête lambdoïdale est très accusée. La gouttière qu'elle réserve autour du bombement du pariétal est aussi importante que chez les Ours et se prolonge jusqu'à la racine de l'arcade zygomatique.

La face postérieure de l'occipital est plus basse et plus réduite que chez *H. ursinus* et le condyle articulaire est plus étroit. Par contre, la partie externe s'étale plus largement.

L'apophyse mastoïde est réduite et aplatie contre la crête lambdoïdale. Elle se trouve à un niveau supérieur à celui de la cavité glénoïde.

Le processus para-péripital, toujours par rapport à *H. ursinus*, est plus réduit, très en arrière et placé un peu plus haut que l'apophyse mastoïde.

Source : MNHN, Paris

La cavité glénoïde est beaucoup moins ouverte que chez les Ours et *H. ursinus*. Le processus post-glénoïdien y est aussi développé, mais le processus anté-glénoïdien se prolonge et s'enroule plus fortement en avant. Cette disposition rappelle celle du Blaireau.

La cavité glénoïde n'est pas séparée de l'aile de l'alisphénoïde par une vallée profonde au fond de laquelle vient s'ouvrir le trou ovale mais au contraire le fond de cette vallée se soulève jusqu'à venir au niveau de la gouttière glénoïdienne comme chez *Felis* et *Canis*. Le Trou ovale s'ouvre en avant de cette surface, donc bien plus en avant que chez *Felis*, *Canis*, *H. ursinus* et les autres Ursidés.

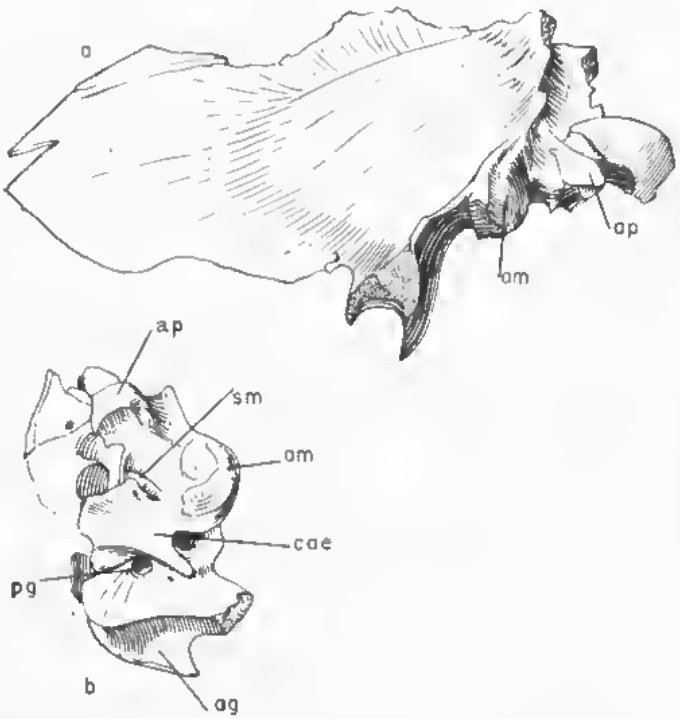


Fig. 25. *Plithocyon armagnacensis*. - Arrière crâne (268) : a, face latérale ; b, face inférieure.
ag, apophyse glénoïde ; *am*, apophyse mastoïde ; *ap*, apophyse para-occipitale ; *cae*, condoit auditif externe ; *pg*, trou post-glénoïdien, *sm*, trou stylo-mastoïdien. Grandeur naturelle × 3/4.

Le Trou post-glénoïdien est aussi important que chez les Ours.

Le tympanal épouse la forme triangulaire caractéristique de celui des Ursidés, avec un long tube auditif et une bulle minuscule, ici d'ailleurs non conservée.

En avant, le débouché du canal carotidien est bien visible.

Source : MNHN, Paris

La dépression au fond de laquelle se trouve le trou déchiré postérieur est large, profonde et moins allongée que chez *H. ursinus*.

Le Trou stylo-mastoïdien est particulièrement petit et s'ouvre au fond d'une gorge étroite.

Mandibule. — La mandibule de *Plithocyon armagnacensis* est haute, relativement peu massive et marquée de forts reliefs. Elle possède une fosse prémassétérine très importante qui existe aussi chez *Hemicyon sansaniensis* et semble caractéristique des Hémicyonides. On ne la retrouve en effet ni chez les Amphicyons ni chez aucun des Carnivores actuels, à l'exception de l'Ours des Cordillières, *U. (Tremarctos) ornatus*, chez lequel sa position est cependant bien différente.

La mandibule de *Plithocyon armagnacensis* n'est pas effilée en avant comme celle d'*Hemicyon* mais conserve à peu près la même hauteur de P_2 à M_3. Le bord inférieur dessine une double courbure un peu comme chez le Loup. La fosse massétérine est large et s'étend jusqu'à ce bord inférieur.

La branche montante est mince, grêle et élancée. Son bord antérieur est courbe comme chez les Ours mais se raccorde au bord postérieur par une convexité régulière, sans présenter d'angle vif à l'arrière.

Denture inférieure. — Les incisives inférieures rappellent tout à fait celles des Ours et il est même assez remarquable de les trouver si proches alors que les autres dents sont si différentes.

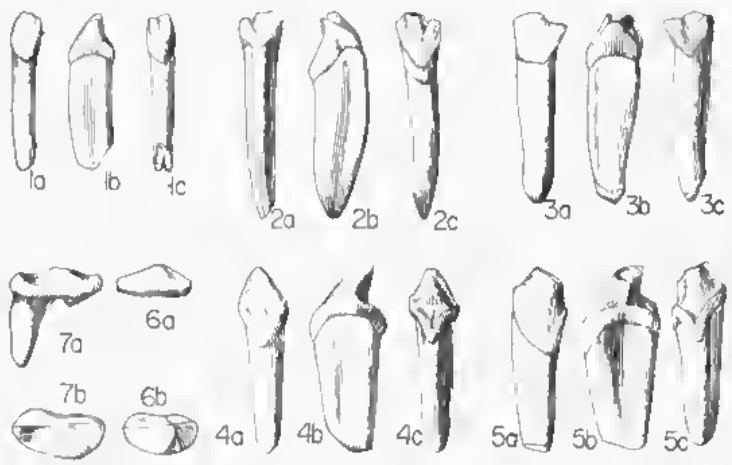


FIG. 26. — *Plithocyon armagnacensis*. — *1)* Première incisive inférieure gauche (247) : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face postérieure ; *2)* Deuxième incisive inférieure droite (248) : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face postérieure ; *3)* Troisième incisive inférieure gauche (249) : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face postérieure ; *4)* Première incisive supérieure gauche (252) ; a, face antérieure ; b, face interne ; c, face postérieure ; *5)* Deuxième incisive supérieure droite (253) : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face postérieure ; *6)* Première prémolaire supérieure gauche (255) ; a, face externe ; b, vue occlusale ; *7)* Deuxième prémolaire supérieure gauche (256) ; a, face externe ; b, vue occlusale. TYPE. Grandeur naturelle.

Source : MNHN, Paris

I_1 est étroite, comprimée latéralement et possède sur sa face postérieure un sillon dissymétrique bien plus nettement marqué que chez *Helarctos malayanus*. Ce sillon sépare sur la crête deux petites pointes aculées. Sur la face antérieure, l'émail ne forme pas comme chez les Ours de prolongement en pointe vers le bas. I_2 est plus grande, plus longue et plus large. La face antérieure est triangulaire. La partie pinçante se compose d'une pointe principale interne et d'une petite pointe accessoire externe. I_3 est encore plus proche de la dent correspondante des Ours. Les deux pointes y sont plus distinctes que sur I_1 et I_2, et plus dissymétriques. La face postérieure est triangulaire. En somme, chez *Pl. armagnacensis*, le passage est régulier de la première à la troisième incisive par élargissement en éventail de la partie supérieure de la dent et par individualisation et dissymétrie croissante des deux pointes tandis que chez les Ours I_2 est restée à un stade encore tout proche de I_1 quant à ces caractères.

La canine inférieure est plus courte et recourbée que celle d'*Hemicyon sansaniensis*. La section en est moins ovalaire et les deux carènes, beaucoup plus accusées, limitent une face interne plus plate et plus étendue, un peu comme chez les femelles d'*Amphicyon major*. La carène antéro-interne est continue jusqu'à la pointe de la dent et ne se recourbe

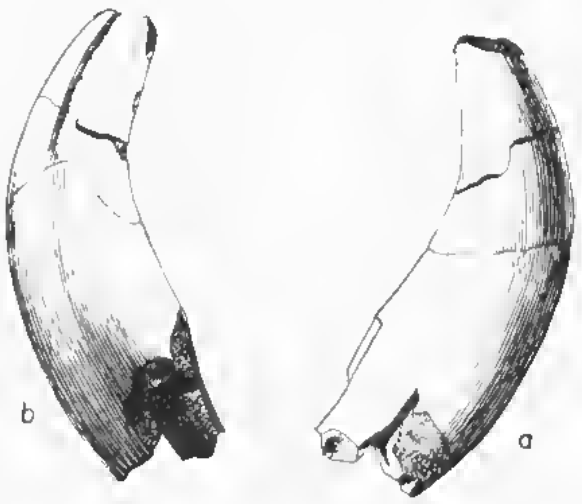


Fig. 27. — *Plithocyon armagnacensis*. — Canine inférieure droite (259) : a, face externe ; b, face interne. Grandeur naturelle.

pas en arrière comme chez *Hemicyon* mais suit la même arête et atteint le collet en avant du coude à convexité dirigée vers le haut dessiné par le bord de l'émail. Un échantillon bien conservé montre de fines crénelures sur les deux carènes.

Les prémolaires sont séparées par des diastèmes d'importance irrégulière. P_1 est uniradiculée. P_2 est biradiculée, petite, aplatie latérale-

Source : MNHN, Paris

ment et surbaissée. La pointe se dégage mal de la face externe prédominante. Du côté interne existe un net bourrelet basal. P_3, bâtie sur le même modèle, est plus grande, plus pointue et possède un cingulum externe. P_4 est inconnue mais ses fortes racines laissent présager d'une dent aussi importante relativement que chez *Hemicyon sansaniensis*.

Les molaires, comme les prémolaires, sont moins hautes que chez *Hemicyon sansaniensis*. Sur la carnassière les pointes sont plus aiguës, le métaconide moins fort et plus antérieur, simple petite pointe émergeant des pentes arrières du protoconide ; la ligne qui rejoint le protoconide, le métaconide, l'entoconide et l'entoconulide est une belle courbe régulière ; l'hypoconide est pointu et rejette assez intérieurement un sillon talonidien profond ; les deux tubercules talonidiens internes sont bien développés et la muraille externe du talonide possède un petit cingulum.

M_2 a la même largeur que la carnassière. Le protoconide et le métaconide sont assez rapprochés l'un de l'autre. Ces deux pointes, ainsi que l'hypoconide, sont plus piquantes que chez *Hemicyon sansaniensis*. La crête circumdentaire est accusée et aiguë. On reconnaît encore à un petit renflement du côté interne de cette crête un vestige de paraconide. L'entoconide est aussi représenté par un petit sommet pointu sur la crête interne ; le sillon talonidien est de direction postéro-interne. Il existe un petit cingulum externe.

M_3 est réduite en largeur, basse et légèrement tordue. Les pointes et les crêtes y sont aussi finement dessinées que sur M_2, mais sont comme projetées sur un plan horizontal. Les murailles sont devenues de fort bourrelets arrondis gagnant assez considérablement sur la surface supérieure de la couronne. La dent possède encore ses deux racines ; la seconde est cependant plus petite.

Denture supérieure. — Les incisives supérieures sont bâties sur le même schéma que celles des Ours, et n'ont pas subi en hauteur de réduction des pointes. Les deux premières sont larges et possèdent de petites carènes antéro-latérales. Leur face antérieure est bombée, leur pointe aiguë et le plateau qui constitue la partie postérieure de la dent est formé par la rencontre des deux fortes carènes latérales qui se rejoignent à l'arrière. I^3 est plus grande, plus pointue et très dissymétrique. Deux carènes séparent une face antéro-externe bombée d'une face postéro-interne plus déprimée ; la carène antérieure est plus forte que la postérieure.

La canine supérieure longue, plate et effilée a un fort cachet félinoïde. Ce n'est plus le croc court et massif d'*Hemicyon*, mais une dent amincie et lacérante, possédant une face interne beaucoup moins bombée et une carène postérieure aiguë.

P^1 est basse et petite ; sa face externe bombée gagne en avant sur la face interne réduite, toute la partie antérieure de la dent ayant subi une forte réduction que l'on devine à la position avancée de la pointe et à la faiblesse de la racine antérieure. Sur la P^1 droite du maxillaire type les

Source : MNHN, Paris

deux racines sont curieusement accolées, mais il n'en est pas de même sur la dent symétrique. P^2 est presque deux fois plus longue que P^1 mais aussi basse ; sa face externe bombée est plus développée que sa face interne. P^3 est considérablement plus forte. C'est une dent aiguë et fonctionnelle. En arrière de la pointe très piquante le cingulum se soulève légèrement. Sur la carnassière supérieure le protocône est aminci et légèrement excavé dans sa partie antéro-externe, le talon interne est large et fermé en avant ; un cingulum faiblement marqué ceinture toute la dent et se soulève en avant pour former un petit parastyle.

M^1 est de contour sensiblement trapézoïdal. Le paracône est un peu plus développé que le métacône. Il n'y a pas, à la partie interne de la dent, de fort protocône en saillie mais une longue crête interne sur laquelle sont différenciées deux petites cuspides dont l'antérieure correspond au protocône, l'autre représentant le métaconule. Le bourrelet basal interne est important. M^2 est moins longue que chez *Hemicyon* et a de ce fait un contour plus rectangulaire. Les deux pointes externes sont un peu plus inégales que sur M^1 mais la crête interne a la même importance et le même dessin. Le bourrelet basal interne est sensiblement plus développé à l'arrière. La dent a enfin subi une légère torsion.

Rapports et différences. — Une comparaison minutieuse entre *Plithocyon armagnacensis* et les premiers *Ursavus* — *U. elmensis* Stehlin et *U. intermedius* von Koenigswald — permet de mesurer mieux l'écart existant entre *Plithocyon* et *Hemicyon*. Sur *Pl. armagnacensis* comme sur les deux espèces d'*Ursavus*, la carnassière inférieure a, en vue occlusale, presque exactement le même dessin. Protoconide, métaconide, entoconide et entoconulide sont placés sur une même courbe régulière, courbe qui est soulignée par une fine crête en relief au sommet de la muraille interne du talonide ; le même hypoconulide aigu et élevé rejette très intérieurement le sillon talonidien. *Plithocyon* a seulement un trigonide beaucoup plus haut et bien dressé au-dessus du talonide, son paraconide est plus développé à l'avant et la dent n'a pas subi de resserrement en avant du talonide comme chez *Ursavus*. Des faits comparables s'observent sur M_2.

Aucun de ces caractères ne se retrouve chez *Hemicyon sansaniensis* qui ressemble beaucoup plus à *Cephalogale* avec le talonide peu différencié de sa carnassière inférieure, sa M_2 aux gros tubercules isolés et sa M^2 assez arrondie sur laquelle le protocône garde seul une certaine importance. *Hemicyon* apparaît donc non seulement moins évolué que *Plithocyon* et *Ursavus*, mais s'est détaché du tronc commun avant la fourche de bifurcation entre *Plithocyon* et *Ursavus*.

Les beaux documents de Sansan mis à part, *Plithocyon armagnacensis* n'est connu que par quelques restes fragmentaires de Göriach et du Mont Ceindre. De ce dernier gisement, j'ai vu en particulier dans les collections du Muséum de Lyon une seconde tuberculeuse supérieure gauche dont la taille (long. 13,1 mm, larg. 17,3 mm) correspond à celle des femelles de *Pl. armagnacensis*. Dans des niveaux plus récents, à La Grive Saint-Alban

Source : MNHN, Paris

et à Stätzling, l'espèce est représentée par une forme plus évoluée que Ch. Fricks a nommée *H. Stätzlingi*. Bien qu'ayant en 1955 souscrit à cette espèce, je pense aujourd'hui que les différences avec les matériaux de Sansan, quoique nettes, sont trop faibles pour justifier, à l'échelle de la Paléontologie, une coupure spécifique et qu'il convient mieux, en attendant des documents meilleurs, de ranger ces pièces sous le nom de *Pl. armagnacensis* var. *stätzlingi*.

Hémicyonide *incertae sedis*

(Pl. VIII, fig. 6)

267. — M_3 inférieure, gauche.

Je décris ici une dernière molaire inférieure isolée d'un Carnassier de grande taille que je n'ai pu rattacher à aucune des formes précédentes.

C'est une dent basse, ovale et en parfait état de conservation. La muraille externe très couchée et l'étalement de la partie antérieure rappellent beaucoup *Hemicyon sansaniensis*. Au sommet de cette muraille externe et légèrement vers l'avant s'individualise un petit protoconide aigu. Le reste de l'ornementation est constitué par une petite crête circumdentaire qui cerne entièrement la partie supérieure de la couronne.

Cette dent ne peut guère appartenir à *Hemicyon sansaniensis*. La M_3 d'*Hemicyon goeriachensis* figurée par Ch. Frick (1926, *fig.* 16), celle du type d'*Hemicyon sansaniensis* et celle de l'*H. sansaniensis* du Musée de Toulouse sont en effet si voisines entre elles avec leur haute muraille externe, leur métaconide en large mamelon surbaissé et leur rétrécissement postérieur qu'on ne peut présager chez *Hemicyon sansaniensis* que de bien faibles variations individuelles, à l'intérieur desquelles ne rentre pas notre M_3 isolée.

Il ne s'agit pas non plus de *Plithocyon* ni de *Dinocyon*, chez qui la dernière tuberculeuse est encore plus allongée et a conservé toutes ses pointes.

La M_3 d'*Hyaenarctos* semble trop régressée et envahie par son bourrelet basal.

C'est avec *Indarctos* qu'on trouve le plus de ressemblances. La dernière tuberculeuse de l'*Indarctos* sp. de Samos décrit par Helbing (1932) est certes extrêmement différente mais celles des deux *Indarctos* signalés dans les couches à Hipparion de la Chine par Zdansky (1924) s'en rapprochent davantage. Les murailles y sont nettes, le protoconide important, et il n'existe plus aucun relief à l'intérieur de la crête circumdentaire. La muraille externe de la M_3 d'*I. lagreli* est même aussi couchée que celle de notre *enigmaticus* de Sansan. Cependant, ces dents de Chine possèdent un métaconide important, leur surface interne est creusée en berceau

Source : MNHN, Paris

longitudinalement et le contour même de la dent est différent. *Indarctos* n'a par ailleurs jamais été signalé dans le Vindobonien.

La M_3 isolée de Sansan doit donc pour l'instant rester dans l'indétermination.

Squelette des Hémicyonides

(pl. XVI, fig. 2-3)

269 à 271. — Troisième, quatrième, cinquième vertèbres lombaires d'un même sujet. Long. 56,3 mm ; 59,2 mm ; 60 mm.

272 à 276. — Omoplate, humérus privé de son extrémité proximale, extrémités proximales des deux radius, extrémité proximale du cubitus d'un même sujet provenant des fouilles de Laurillard. La forme de cubitus montre qu'il s'agit d'*Hemicyon sansaniensis*. Ces restes sont semblables et de même taille que ceux d'*H. crsinus*.

277 à 292. — Moitiés proximale et distale du radius droit, moitié distale du radius gauche, cubitus droit, pisiforme, Mc I, Mc V, astragale, calcanéum, troisième cunéiforme, Mt III droit et gauche, Mt IV, Mt V et trois premières phalanges d'un même sujet d'*Hemicyon sansaniensis*. Long. du cubitus prise du bec de l'olécrâne à l'extrémité distale : 312 mm ; pisiforme 38,7 mm ; Mc I, 51,8 mm ; Mc V 81, 3 mm ; Astragale 51,1 mm ; calcanéum 85 mm ; Mt III 109,8 mm ; Mt IV 115,1 mm ; phalanges 42,8 mm ; 17.7 mm ; 12 mm. Largeur poulie astragalienne 26 mm.

293 à 310. — Omoplate brisée, extrémités proximales de cubitus, de radius, de Mc III, Mc IV et Mt IV, trois extrémités distales de métapodes, cinq premières phalanges, trois phalangines, deux phalangettes. Toutes ces pièces, provenant de la collection Filhol, semblent avoir appartenu au sujet type de *Plithocyon armagnacensis*. Elles présentent la même patine rouille, assez rare à Sansan, et ont toutes été ramassées ensemble par Filhol, comme les pièces types ; les dents vierges de toute usure et le cubitus incomplètement épiphysé indiquent un jeune adulte.

311 à 322. — Extrémité distale d'humérus, extrémités proximale et distale de radius droit, Mc IV complet, extrémité distale de tibia, calcanéum brisé, naviculaire, Mt IV gauche brisé, Mt IV droit complet, extrémité distale de métapode et trois premières phalanges paraissant provenir du même sujet que la mandibule 258 de *Plithocyon armagnacensis*. Cependant le radius et le calcanéum sont bien trop proches d'*Hemicyon sansaniensis* pour que le doute ne soit pas jeté sur cette association. L'humérus possède une gorge prolongeant en avant le foramen entépicondylien comme l'humérus 273 mais bien plus faible. Largeur de la surface articulaire de l'humérus 51 mm. Longueur du Mt IV 106,5 mm ; longueur du calcanéum 82 mm.

323. — Humérus, extrémité proximale.

324. — Humérus, moitié distale. Assez semblable à l'humérus 272, mais le foramen entépicondylien ne se prolonge pas par une gorge longeant extérieurement la surface articulaire. Largeur surf. articulaire 52 mm.

325. — Humérus, tiers distal. Très différent des humérus précédents. Larg. surface articulaire 50,5 mm.

326. — Radius, extrémité distale ; même sujet que l'humérus précédent.

327-328. — Extrémités distales de radius de petite taille.

329 à 331. — Cubitus de petite taille, brisés. 329 fig. Blainville (Ostéographie, *g. Sobrarsus, pl. XVI*).

Source : MNHN, Paris

332. — Uniforme.
333. — Pisiforme. Long. 35,8 mm.
334. — Pisiforme de petite taille. Long. 25 mm.
335. — Mc I de petite taille. Long. 49 mm.
336. — Mc II de petite taille, brisé.
337. — Mc III brisé.
338. — Mc IV brisé.
339. — Mc IV de petite taille, brisé.
340. — Tibia, fragment d'extrémité distale.
341-342. — Extrémité distale de péroné droit, astragale gauche d'un même sujet. Long. astragale côté interne 47,7 mm.
343 à 348. — Astragale, calcanéum, naviculaire, Mt II, Mt III et une première phalange d'un même sujet. Long. astragale 42,7 mm. ; calcanéum 74,8 mm ; Mt II 73,1 mm ; Mt III 87,1 mm ; phalange 40,5 mm. Même sujet que 325, 326 et 361 ?
349. — Astragale brisé. Largeur poulie 18,3 mm. La poulie large fait rapprocher cet astragale d'*Hemicyon sansaniensis*.
350 à 352. — Astragale droit, calcanéums gauche et droit d'un même sujet de petite taille. Long. astragale 35,3 mm ; calcanéum 56,6 mm. Semblables à 343-344.
353 à 355. — Calcanéums. Long. (84 mm) ; 85 mm ; (85 mm). 354 est identique à 315 ; les deux autres sont plus grêles, les insertions musculaires et ligamentaires plus faibles et ils possèdent une petite facette astragalienne isolée en avant du côté interne touchant le bord de la face cuboïdienne.
356. — Calcanéum voisin de 354 mais plus grêle et plus petit. Long. 67,7 mm. Fig. Blainville (Ostéographie, *g. Felis, pl. XVIII, ? Felis pardus*).
357-358. — Calcanéums semblables à 341 et 351-352. Long. 63,5 mm et 58 mm.
359. — Cuboïde.
360. — Cuboïde de petite taille et différent du précédent.
361. — Mt III brisé, de petite taille. Forme différente de 287.
362-363. — Mt III et Mt IV brisés, d'un même sujet. Exactement semblables à 287 et 288.
364. — Mt IV brisé.
365-366. — Extrémités distales de métapodes.
367 à 372. — Premières phalanges.

Si les restes odontologiques des Hémicyonides de Sansan permettent aisément de faire le partage entre différentes formes, l'attribution de pièces squelettiques aux unes ou aux autres de ces formes est plus délicate. Le faible écart de taille entre ces animaux et l'absence de pièces trouvées en connexion certaine avec les dentitions rend la discrimination difficile.

Les mesures faites sur les dents déterminées uniquement en fonction de leur morphologie montrent que si les grands individus (mâles) de *Plithocyon armagnacensis* étaient de la taille des individus de taille moyenne d'*Hemicyon sansaniensis*, les petits sujets (femelles) de *Plithocyon armagnacensis* sont d'une taille très nettement inférieure aux plus petits des *Hemicyon sansaniensis*.

Indépendamment de cette considération j'ai constaté que les ossements d'Hémicyonides pouvaient se répartir morphologiquement en deux lots, et que ces lots, de taille moyenne un peu différente, se chevauchaient légèrement.

Source : MNHN, Paris

J'ai ainsi pu attribuer à chaque lot une espèce. J'ai trouvé une confirmation de cette manière de voir en comparant ces deux lots aux restes de l'Hémicyonide trouvé presque entier dans le Miocène supérieur de Santa Fé, au Nouveau Mexique. C'est avec les pièces attribuées à *Hemicyon sansaniensis* que les rapprochements se sont imposés. Or, la mandibule du Carnassier américain semble aussi se rapprocher davantage de celle d'*Hemicyon* que de celle de *Plithocyon*. L'hémicyonide de Santa Fé serait donc un *Hemicyon* (*H. ursinus* Cope), et nos ossements du premier lot correspondraient bien à *Hemicyon sansaniensis* Lartet.

L'état de conservation des fossiles permet souvent à Sansan de retrouver des connexions à peu près certaines entre os dispersés au hasard des récoltes. Un certain nombre de ces connexions très probables semblent montrer que le lot attribué à *H. sansaniensis* doit peut-être être

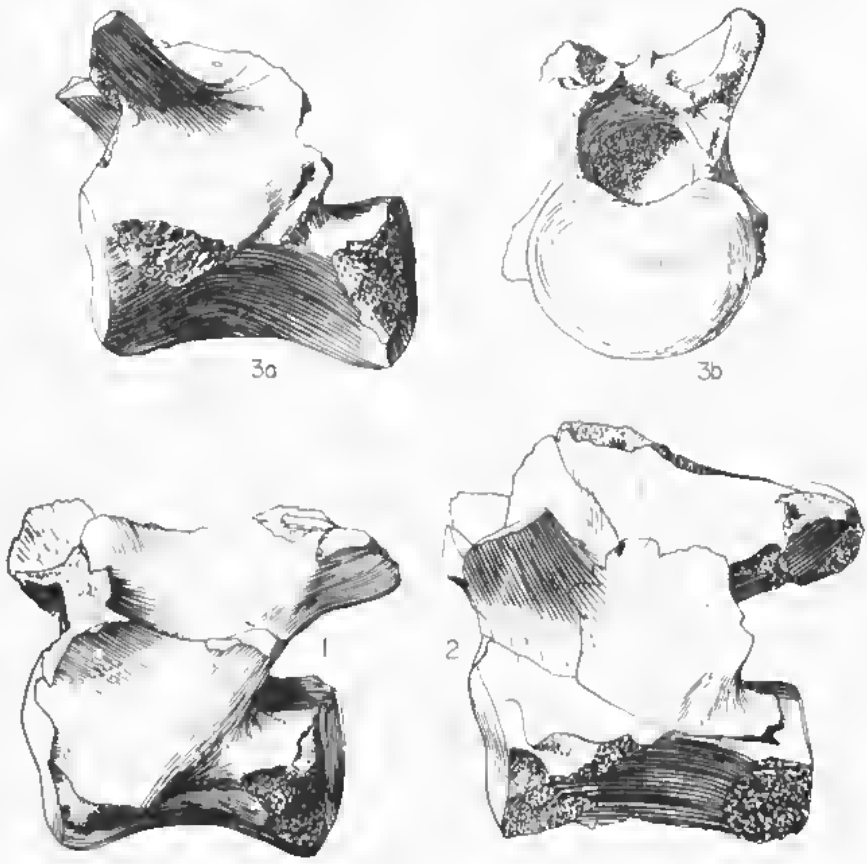


FIG. 28. — *Hemicyon sansaniensis*. — *1)* Troisième vertèbre lombaire (269), face latérale gauche ; *2)* Quatrième vertèbre lombaire (270), face latérale gauche ; *3)* Cinquième vertèbre lombaire (271) : a, face latérale gauche ; b, face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

réparti sur les deux espèces, qui ainsi seraient fort peu différentes par leur squelette. D'autre part, les écarts individuels de taille à l'intérieur du petit lot donnent des chiffres qui ne correspondent pas aux chiffres des variations de taille des dents de *Plithocyon armagnacensis*. Ce lot correspondrait-il alors à un autre genre d'Hémicyonide plus petit que les précédents, et dont on n'aurait aucun reste dentaire, l'énigmatique M^2 isolée étant grande pour qu'on puisse lui rattacher ces ossements ?

Je n'ai pu me résoudre à cette solution, car il est malgré tout des plus improbables qu'un animal aussi bien représenté ostéologiquement n'ait livré aucune pièce dentaire. Par ailleurs, deux animaux aussi différents odontologiquement qu'*Hemicyon sansaniensis* et *Plithocyon armagnacensis* doivent nécessairement présenter sur leur squelette des différences d'une certaine ampleur. Je suis donc revenu à ma première solution, faute de pouvoir faire mieux.

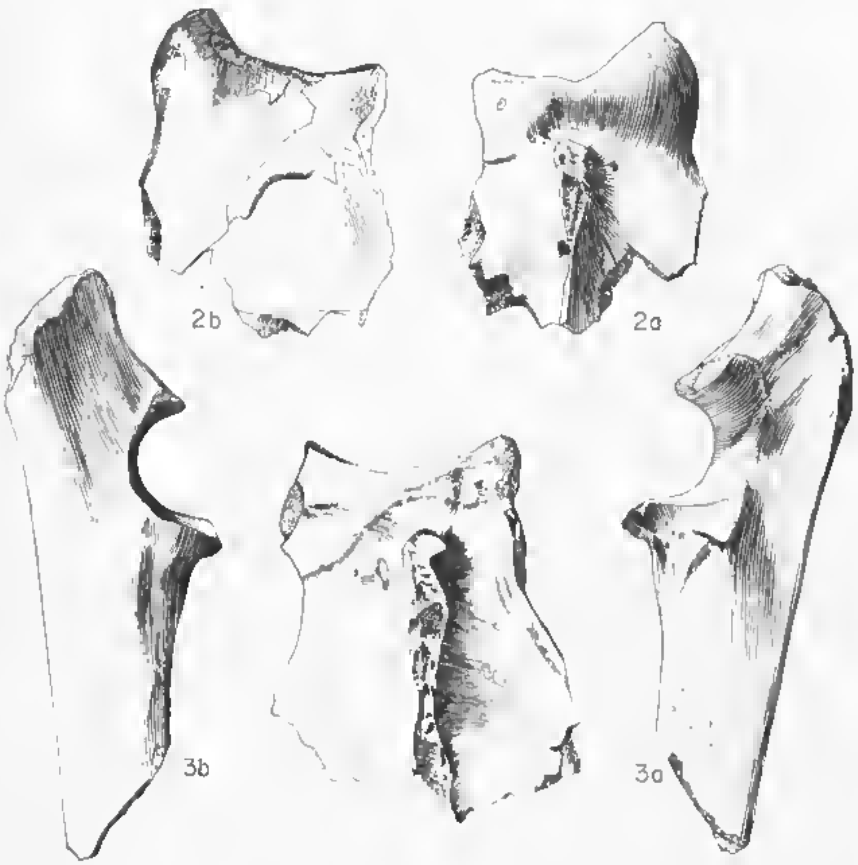


Fig. 29. — *1)* Omoplate droite (272) d'*Hemicyon sansaniensis*, face externe ; *2)* Omoplate gauche (293) de *Plithocyon armagnacensis* ; a, face externe ; b, face interne ; *3)* Cubitus gauche (294) de *Plithocyon armagnacensis* : a, face externe ; b, face interne. Grandeur naturelle × 1/2.

Source : MNHN, Paris

Vertèbres. Hemicyon. Les trois vertèbres lombaires connues sont très léonines. Pour une même section du corps vertébral, elles sont cependant plus longues et plus hautes. Les lames latérales sont hautes, verticales et affectées, en arrière de l'attache des apophyses articulaires antérieures, d'un petit ressaut moins important que chez le Lion. Les apophyses articulaires antérieures sont aussi moins développées.

FIG. 30. — *Hemicyon sansaniensis.* — Humérus gauche (273) : a, face antérieure ; b, face postérieure. Grandeur naturelle × 1/2.

Omoplate. Hemirhyon : Le fragment d'omoplate rapporté à *Hemicyon sansaniensis* est fort voisin de celui d'*H. ursinus* et a de fortes ressemblances avec celui de *Gulo*. La fosse glénoïde est allongée, l'épine est

Source : MNHN, Paris

forte à sa base et surplombe une fosse sous-épineuse profonde. La face interne est plane, légèrement excavée et s'infléchit brusquement du côté inférieur pour donner un petit pan incliné descendant jusqu'au bord inférieur. L'insertion du Long Anconé est un peu plus grande que chez *H. ursinus*.

Plithocyon : L'omoplate ayant appartenu au sujet type de *Plithocyon armagnacensis* montre une fosse sous-épineuse moins profonde et, lui correspondant sur la face interne de l'os, une flexure moins marquée vers le bord inférieur. La tubérosité bicipitale est fortement bombée. L'acromion, réduit comme chez *H. ursinus*, est séparé du sourcil glénoïdien par une petite fossette sous-acromiale à peine plus étroite que chez l'animal américain. C'est à peu de chose près la disposition que l'on trouve chez *Gulo*.

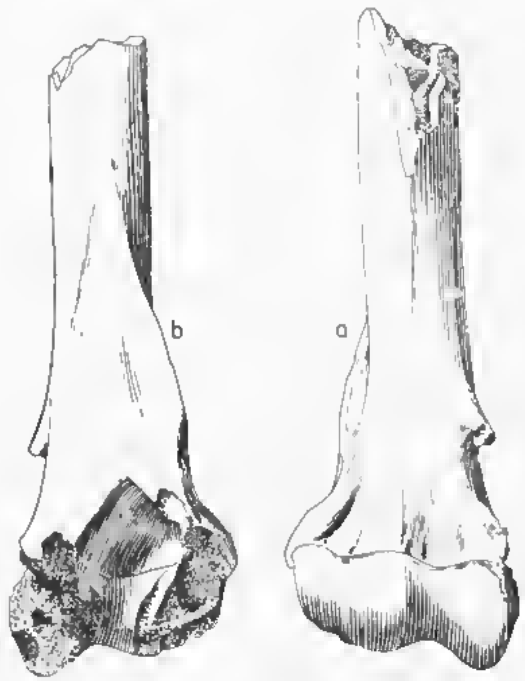


FIG. 31. — *Hemicyon sansaniensis*. — Humérus droit (324), à arcade entépicondilienne s'attachant non sur l'épitrochlée, mais plus intérieurement ; a, face antérieure ; b, face postérieure. Grandeur naturelle × 1/2.

Humérus. — L'humérus des Hémicyonides est un os long, élancé, légèrement arqué et aux extrémités assez peu volumineuses. La section diaphysaire dessine une ove assez dilatée, l'os étant moins comprimé latéralement que chez *Felis* ou *Procyon* par exemple.

Hemicyon. Le bel humérus d'*H. sansaniensis* récolté par Laurillard diffère principalement de celui d'*H. ursinus* par une plus forte courbure de

Source : MNHN, Paris

la diaphyse et des insertions musculaires plus marquées. L'empreinte deltoïdienne occupe la même largeur que chez *Felis leo* mais descend plus bas et forme un relief beaucoup moins accusé. Le condyle articulaire, allongé transversalement en portion de cylindre, est légèrement déprimé en gorge dans sa partie moyenne. La trochlée est peu profonde. Son versant externe recoupe la surface cylindrique du condyle articulaire selon une arête vive. Son versant interne ne se termine pas en biseau comme chez la majorité des Carnivores mais amarre, avant d'atteindre le bord interne, une petite convexité qui en adoucit le tranchant. Cette surface articulaire, malgré son étalement transversal, rappelle dans une certaine mesure celle des Carnassiers du type coureur, Loup et Lycaon.

Sur la surface articulaire inférieure de l'humérus de *Cephalogale* on retrouve les mêmes caractères mais le condyle est un peu moins déprimé et passe plus graduellement au versant externe de la trochlée.

Les fossettes sus-condylienne et coronoïdienne sont profondes et bien séparées l'une de l'autre. L'arcade entépidondylienne s'attache sur l'épitrochlée assez antérieurement. Au niveau du foramen entépicondylien la face interne de l'humérus est plate et orthogonale à la face antérieure. L'arête, très adoucie, qui limite ces deux surfaces se suit jusqu'au bord interne de la trochlée articulaire de telle sorte que le foramen entépicondylien se prolonge en avant par une gorge qui passe à côté de la surface articulaire. L'épitrochlée, ramassée et massive, est comme projetée en arrière et rabattue vers l'axe de l'humérus. La cavité olécranienne est étroite, haute et profonde. Cette disposition se retrouve, en moins accentué, chez *Cephalogale*.

La surface d'insertion du Petit Anconé est étroite et bombée. Une large encoche altère la courbure de la *Crista supinatoria* au niveau de la surface d'insertion de l'Extenseur commun qui regarde non pas en avant comme chez les autres Carnivores mais en arrière. Sur *Cephalogale* cette surface est très réduite, placée juste sur la crête des Supinateurs et orientée vers l'extérieur.

L'humérus 321 diffère curieusement du précédent par la disposition de l'arcade entépicondylienne. La face antérieure et la face interne sont fondues en une seule rotondité et il n'y a pas de gorge prolongeant en avant le foramen entépicondylien et séparant avec netteté le corps de l'os de l'épitrochlée. Au contraire l'arcade entépicondylienne s'attache directement sur le flanc évasé de la diaphyse et le foramen débouche au-dessus de la surface articulaire. La surface d'insertion de l'Extenseur commun est plus large et orientée vers l'extérieur.

Plithocyon : L'exemplaire unique de ce type d'humérus est bien différent. L'os est d'une taille à peine inférieure aux précédents et très bien conservé. Il est réduit dans sa dimension antéro-postérieure et plus étalé en largeur. La trochlée est plus large et le condyle plus excavé. Les fossettes sus-condylienne et coronoïdienne sont moins individualisées. L'arcade entépicondylienne s'attache très en avant sur l'épitrochlée et se prolonge par une petite crête qui rejoint le bord de la trochlée. Le foramen entépicondylien débouche donc sur la face antérieure, au-dessus de la

Source : MNHN, Paris

trochlée. La *Crista supinatoria* est rectiligne et peu saillante. L'insertion de l'Extenseur commun se trouve en avant de cette crête et regarde donc vers l'avant.

FIG. 32. — *Plithocyon armagnacensis.* — *1)* Humérus droit (325) : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *2)* Radius droit (326), face antérieure. Grandeur naturelle × 1/2.

La fosse olécranienne est large et peu profonde. Au-dessus, la surface d'insertion du Petit Anconé est particulièrement plane et large, différant considérablement des deux humérus précédents. La face interne est aussi très plane et ces deux surfaces se recoupent orthogonalement.

Un humérus identique, mais un peu plus petit (largeur de la surface articulaire : 45 au lieu de 50 mm.) a été trouvé à Steinheim-am-Albuch et figuré par Fraas (1885) sous le nom de *Hyaenictis germanica.*

Radius. — Hemicyon : Le radius d'*Hemicyon sansaniensis* est un os grêle et élancé dont les proportions rappellent assez celles de *Procyon.* La surface articulaire humérale est comme chez les Ours constituée d'une surface triangulaire peu ondulée en avant de laquelle s'élève une pointe aiguë servant d'axe de rotation.

La tubérosité bicipitale est une grosse rugosité en croissant, en surplomb au-dessus de la petite dépression qu'elle encercle. La tubérosité externe, sur laquelle s'insère le ligament antéro-externe de l'articulation du coude, forme une éminence ovoïde bien en relief. Du côté externe, ces deux tubérosités sont séparées par une surface bien plus importante que chez les Ours, et bombée. Cette surface s'infléchit sous l'arc de la tubérosité bicipitale et, passant entre cette tubérosité et l'insertion du ligament interosseux, rejoint sur la face postérieure l'aire d'insertion du Perforant. Cette disposition est essentiellement différente de celle d'*Amphicyon.* Une fine crête limite du côté interne la surface d'insertion du Perforant.

Source : MNHN, Paris

A l'extrémité distale, la face antérieure est divisée en deux surfaces faisant entre elles un dièdre très ouvert. Au niveau du tiers inférieur de l'os, l'arête adoucie qui définit ce dièdre se soulève en montant et tourne en arrière et vers l'extérieur pour former une véritable gouttière dans laquelle venait glisser le tendon de l'Extenseur oblique du métacarpe et réservant, sur le versant interne de la face antérieure, une large surface plane pour l'insertion du Court Supinateur, un peu comme chez *Ursus spelaeus*. La tubérosité sur laquelle s'insère le Long Supinateur forme une apophyse mince, allongée et flanquée le long du corps de l'os. La gouttière inférieure pour l'Extenseur oblique du métacarpe est profondément marquée. L'apophyse styloïde, fortement bombée, réserve sur sa face postérieure interne une petite surface lisse triangulaire très curieuse, sur laquelle devait s'articuler un os sésamoïde. La face externe du radius est large, perpendiculaire à la face postérieure et plus importante que chez les Ours et les Amphicyons. La surface articulaire avec le carpe est étroite, allongée transversalement, plus serrée que chez les Ours. Elle se compose d'une gouttière incurvée à axe transversal et, plus en arrière, d'un bombement allongé dans le même sens.

Plithocyon : Je range ici une extrémité distale qui provient du même sujet que l'humérus rapporté à *Plithocyon armagnacensis*. La face antérieure est marquée d'une crête médiane moins proéminente que sur le type précédent, la gouttière inférieure pour l'Extenseur oblique est plus faiblement marquée, ainsi que celles des Radiaux et de l'Extenseur commun. L'apophyse styloïde moins fortement bombée apparaît plus aiguë et le Long Supinateur s'insère sur une apophyse encore moins en relief que chez *Hemicyon sansaniensis*.

La face externe est plus large et plus profondément modelée et creusée par le Carré pronateur.

La face postérieure est enfin plus large et la surface articulaire carpienne plus réduite.

Cubitus. Hemicyon : Le cubitus correspondant au premier type décrit d'humérus et de radius rappelle fortement par sa taille et ses proportions celui du Lion. C'est un os droit et élancé dont la partie supérieure présente une légère torsion. A tailles comparables, il est plus grêle que celui d'*Amphicyon major*, et sa région articulaire humérale est plus haut placée. La grande cavité sigmoïde se compose d'une partie interne légèrement creuse, peu inclinée sur le plan horizontal, et d'une partie externe large et se relevant verticalement en lèvre sur la face externe de l'olécrâne. Cette lèvre est beaucoup moins importante que chez *Ursus*, *Felis* et *Amphicyon*. La petite cavité sigmoïde diffère assez peu de celle d'*Amphicyon major*. La rugosité interosseuse a sensiblement la même position que chez l'Ours ; elle est beaucoup plus basse que chez *Amphicyon*. La face externe est large et les insertions musculaires y sont fort bien dessinées. La surface d'insertion de l'Extenseur oblique du métacarpe, largement développée au niveau de la grande et de la petite cavité sigmoïdes, se

Source : MNHN, Paris

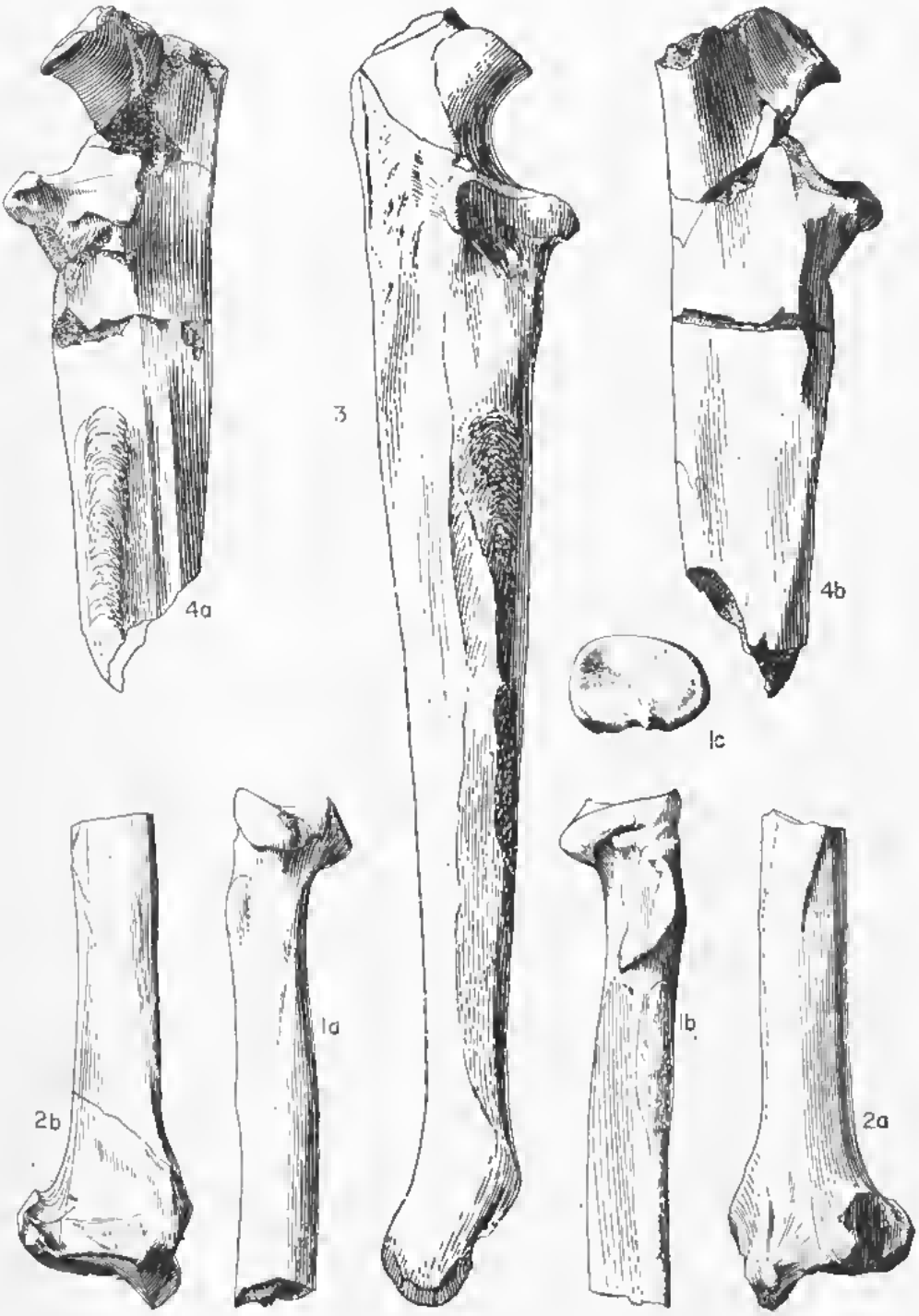


FIG. 33. — *Hemicyon sansaniensis.* — *1)* Radius droit (275), partie proximale : a, face antérieure ; b, face postérieure ; c, face supérieure ; *2)* Radius gauche (278), partie distale : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *3)* Cubitus droit (279), face externe ; *4)* Cubitus gauche (276) : a, face externe ; b, face interne. Grandeur naturelle × 1/2.

Source : MNHN, Paris

resserre plus bas pour venir passer entre la surface d'insertion de l'Extenseur propre du pouce et de l'index et la rugosité inter-osseuse.

La partie distale de la face externe se soulève sub-médianement pour présenter la forme d'un toit dissymétrique.

Sur la face interne, la surface d'insertion du Brachial antérieur est plus réduite et en position plus reculée que chez *Amphicyon major*. Cette face interne se divise distalement en deux parties, exactement comme chez les *Felis*. La partie postérieure, sur laquelle glisse le Perforant, tourne et s'oriente graduellement vers l'arrière jusqu'à devenir orthogonale à la surface d'insertion du Carré pronateur. La crête qui sépare ces deux surfaces est très aiguë et, à l'extrémité distale de la diaphyse, ces deux surfaces ont la même importance et la même largeur, comme chez les *Felis*. L'apophyse styloïde ne se trouve pas dans le prolongement de la diaphyse mais forme avec celle-ci un léger coude. Les deux surfaces articulaires distales, quoique moins arrondies, ont la même importance que chez *Amphicyon major*.

Plithocyan : Le fragment proximal de cubitus semblant avoir appartenu au type de *Plithocyon armagnacensis* se distingue du cubitus du type précédent par sa face interne à la fois moins large et soulevée médianement en forme de toit. Le faite, très adouci, de ce toit part du pied de l'apophyse sigmoïde.

Sur la face externe le Brachial antérieur s'insère au flanc d'une éminence plus marquée.

Trois fragments de cubitus d'une taille beaucoup plus petite se rapportent à ce type. Sur l'un d'eux, la crête médiane de la face interne est particulièrement en relief.

L'olécrâne de l'échantillon type est en partie conservé. Il monte plus verticalement que chez *Hemicyon*, la gorge supérieure pour la coulisse du tendon de l'Anconé profond est très encaissée entre les deux tubérosités antéro-supérieures et, de ces deux tubérosités, l'interne est plus mince et en retrait par rapport à l'externe.

Unciforme. - Hemicyon : L'unciforme unique d'Hémicyonide que nous possédons est très ursoïde. La face recevant le pyramidal est large, fortement bombée et s'agrémente d'une petite butée horizontale en saillie sur la face antérieure de l'os. Cette surface descend jusqu'au bord inféro-externe de l'os, indiquant un large contact du pyramidal avec le cinquième métacarpien. La surface scaphoïdienne est oblique et en forme de portion de cône. La face interne est verticale. En arrière se trouve une petite apophyse pointue. La surface inférieure est creusée en gouttière, réservant pour les métacarpiens une articulation aisée.

Pisiforme. Le pisiforme est un os au corps massif et allongé comme celui des Ours. La tubérosité postérieure, de même forme, est cependant moins volumineuse. Les facettes d'articulation avec le cubitus et le pyramidal sont identiques.

Source : MNHN, Paris

Premier métacarpien. — Mc I est un métapode long. Sa forme et ses proportions le rapprochent de celui du Glouton. L'extrémité distale est cependant plus resserrée et la surface articulaire avec la première phalange est moins large. Au trapèze correspond une facette articulaire plus large et à l'Extenseur oblique du métacarpe une surface d'insertion moins proéminente quoiqu'aussi développée. La surface articulaire supérieure

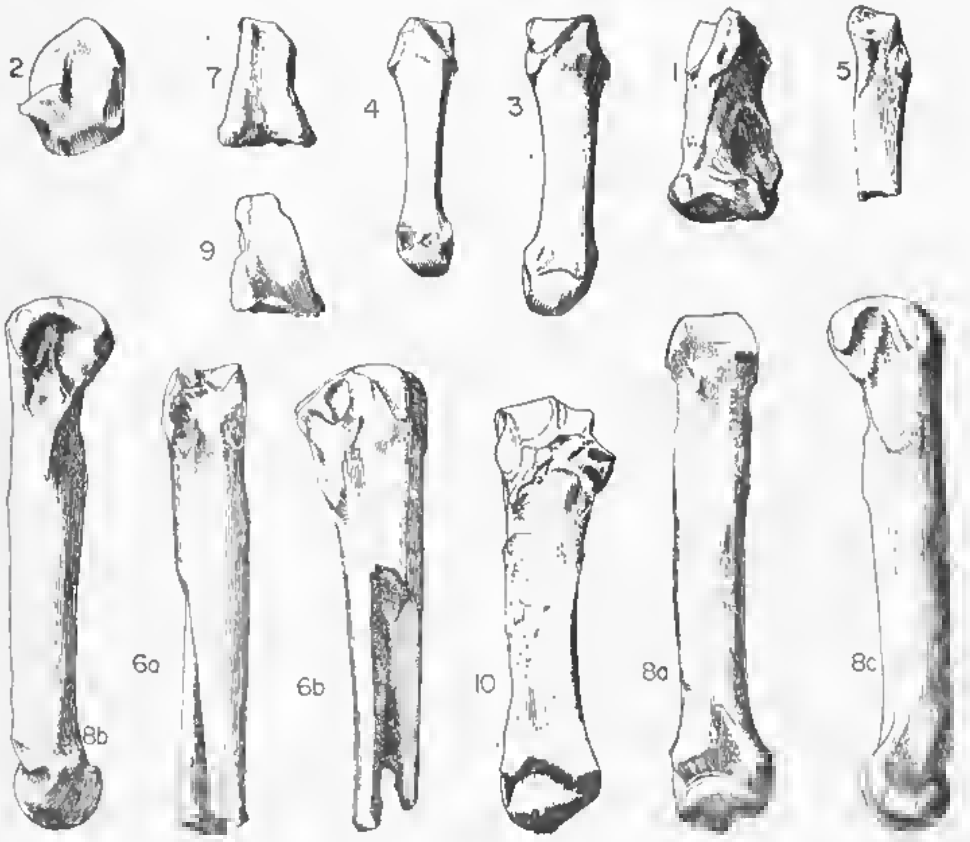


FIG. 34. — *1)* Pisiforme droit (280) d'*Hemicyon sansaniensis*, face postérieure; *2)* Unciforme droit (332) d'Hémicyonidé, face antérieure ; *3)* Premier métacarpien droit (281) d'*Hemicyon sansaniensis*, face antérieure ; *4)* Premier métacarpien gauche (335) de *Plithocyon armagnacensis*, face antérieure ; *5)* Deuxième métacarpien droit (336) de *Plithocyon armagnacensis*, face antérieure ; *6)* Troisième métacarpien gauche (337) de *Plithocyon armagnacensis* : a, face antérieure ; b, face interne ; *7)* Troisième métacarpien droit (296) de *Plithocyon armagnacensis*, face supérieure ; *8)* Quatrième métacarpien gauche (313) d'*Hemicyon sansaniensis* : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face interne ; *9)* Quatrième métacarpien gauche (338) de *Plithocyon armagnacensis*, face supérieure ; *10)* Cinquième métacarpien gauche (282) d'*Hemicyon sansaniensis*, face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

présente une petite retombée verticale postérieure assez importante sur laquelle devait glisser le ligament allant au trapèze.

Les deux échantillons de Mc I semblent bien correspondre à deux animaux différents. Le premier, plus grand et trapu, appartient à *Hemicyon sansaniensis*. Le second, de dimensions sensiblement plus faibles, plus grêle et plus allongé, paraît correspondre à *Plithocyon armagnacensis*.

Deuxième métacarpien. — *Plithocyon :* Une moitié proximale d'un Mc II de petite taille montre des caractères très ursoïdes. La diaphyse est grêle et allongée comme chez *Gulo*. La facette articulaire supérieure est traversée par une gouttière antéro-postérieure peu profonde et, sur la face externe, une surface noire longeant le bord supérieur de cette face sert à l'articulation de Mc III et du magnum. Sur la face antérieure, la surface d'insertion pour le Premier Radial et la gouttière pour le passage du Second Radial sont faiblement marquées.

Troisième métacarpien. — Mc III est un os allongé dont la diaphyse a la même largeur que l'extrémité proximale. Cette extrémité proximale est très ursoïde avec sa facette supérieure en portion de cylindre altérée seulement en avant par une petite gorge, son articulation avec Mc II en petite facette bombée, allongée verticalement au coin antéro-supérieur de la face interne, et ses deux facettes articulaires avec Mc IV se rejoignant le long du bord supérieur de la face externe par une étroite surface servant de pont. Les insertions ligamentaires intermétacarpiennes sont très fortes. L'insertion pour le Deuxième Radial est bien marquée et très haut placée.

Quatrième métacarpien. — Le quatrième métacarpien est mieux représenté. Outre les deux Mc IV trouvés en connexion avec les deux Mc III précédents existe un Mc IV complet paraissant provenir du même sujet qu'une mandibule de *Plithocyon armagnacensis*.

Cet os, de la force de celui d'un Ours brun, est nettement plus long. La partie proximale est très ursoïde par ses facettes articulaires. La diaphyse est épaisse et droite, marquée de profondes empreintes pour le ligament commun du carpe. Comme chez les Ours, ces empreintes sont courtes et placées assez près de l'extrémité proximale. La surface articulaire distale est semblable à celle de l'Ours blanc. On peut distinguer deux types fort voisins.

Hemicyon : Ce type, auquel appartient le métacarpien complet, est plus fort et sa surface articulaire supérieure peut s'inscrire dans un carré.

Plithocyon : Ce Mc IV est plus élancé dans ses proportions et présente une surface articulaire supérieure étroite.

Cinquième métacarpien. — *Hemicyon.* Les Ours ont un cinquième métacarpien aussi long et plus épais que les autres métacarpiens, en même temps que plus élargi et aminci du côté externe. Sur *Hemicyon sansaniensis*, ce Mc V est plus court mais plus fort que Mc IV. Dans sa région proximale il ne s'étale pas du côté externe et demeure bien plus court,

Source : MNHN, Paris

comme chez les Carnivores digitigrades de poids comparable. Les surfaces d'articulation avec l'unciforme et le Mc IV sont très ursoïdes. Sur la face postérieure, les glissières pour les ligaments du carpe sont plus importantes et rappellent le Lion. La facette destinée à entrer en contact avec le pyramidal est plus importante que chez les Ours. Elle se prolonge en avant comme chez le Lion. Extérieurement à cette surface, l'insertion pour le Cubital externe entaille dans l'os une cavité particulièrement profonde. La diaphyse est épaisse et marquée de forts reliefs. Comme chez les Ours, le bord antéro-interne est à peine arrondi, mais du côté externe l'os, au lieu de s'étaler en une lame aiguë, présente une face externe bien caréuée dans son intersection tant avec la face antérieure qu'avec la face postérieure. La surface articulaire distale est sphérique et séparée de la diaphyse, sur la face antérieure, par une gorge beaucoup plus nette que chez les Ours.

Tibia. — *Plithocyon.* On ne connaît à Sansan qu'une extrémité distale de tibia d'Hémicyonide d'une forme très voisine de celle d'*H. ursinus*. Comme Ch. Frick l'a déjà noté sur la pièce américaine, cette extrémité est bâtie comme celle d'un Félin. La section de la diaphyse est semblable sauf vers l'extrémité distale où la face postérieure est moins bombée que chez le Lion. Les gouttières pour les tendons du Tibial postérieur et du Chef interne du Perforant sont comme chez le Lion étroites et bien délimitées. Une petite surface très allongée prolonge en haut ces gouttières à la place du bord interne du tibia. Contrairement à ce qui existe chez le Lion, la gouttière postérieure, pour le Chef interne du Perforant, est plus importante que celle pour le Tibial postérieur. La surface astragalienne est essentiellement différente de celles de l'Ours et du Glouton. Avec ses deux profondes gouttières et l'éminence élevée qui les sépare, cette surface se rapproche beaucoup de celle des Félins. Elle appelle un astragale à poulie profonde et très solidement guidé dans ses mouvements de rotation, tel qu'on le rencontre lorsque l'articulation tarso-tibiale reçoit des impulsions et des chocs très violents qu'elle doit subir sans se luxer, c'est-à-dire chez les digitigrades.

J'ajoute que sur le tibia d'*Hemicyon ursinus* les surfaces d'insertion du Tibial postérieur et du Chef externe du Perforant ont les mêmes rapports entre elles que chez le Puma.

Péroné. — *Hemicyon ?* Cet os n'est représenté que par une extrémité distale assez voisine par sa morphologie de celle d'*H. ursinus* et ayant appartenu à un animal sensiblement plus fort. Elle a été trouvée en association avec un astragale attribuable à *Hemicyon sansaniensis*.

La section diaphysaire est triangulaire comme celle de *Procyon*. Les trois faces sont relativement planes.

La face antéro-interne est large et légèrement excavée dans la zone moyenne de la partie conservée, en dessous de la surface d'insertion du Chef externe du Perforant. Les faces postérieure et externe sont lisses et forment entre elles un angle très ouvert. La malléole externe est arrondie

Source : MNHN, Paris

et bien séparée du reste de l'os par deux petites gouttières. La gouttière externe, dans laquelle venait coulisser le tendon du Long Péronier, est disposée comme chez *Procyon*. La gouttière interne, pour le Court Péronier latéral et le Péronier antérieur, se creuse aussi profondément que chez *Procyon* et *Felis*.

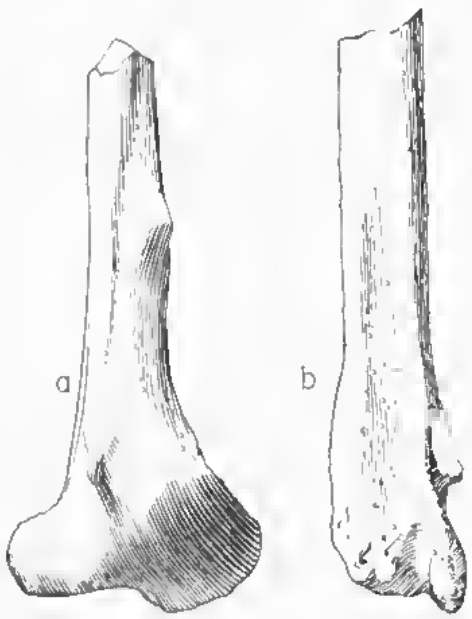


FIG. 35. — *Hemicyon sansaniensis*. — Péroné droit (341) ; a, face externe ; b, face postérieure. Grandeur naturelle.

La surface astragalienne, large et plate, rappelle plus celle de l'Ours et du Lion que celle du Raton laveur. Au-dessus de cette surface, une petite facette peu inclinée sur l'horizontale recevait l'appui du tibia.

Astragale. — Les cinq astragales d'Hémicyonides retrouvés peuvent se répartir sur deux types bien différents ; au premier correspondent deux astragales de grande taille, et un plus petit du tiers (30 % en moins). Au second type appartiennent deux pièces, l'une moyennement plus petite (19 %) que les grandes du premier type, et une autre beaucoup plus petite (35 %). Le premier type, d'une taille plus grande, doit donc correspondre à *Hemicyon sansaniensis*.

Hemicyon : Les astragales de ce type sont fort voisins de celui d'*H. ursinus* et se rapprochent beaucoup plus de ceux des Félins que de ceux des Ours, du Glouton, du Blaireau et du Cryptoprocte. La poulie est étroite et profonde comme chez le Jaguar, la facette tibiale est plane et se recourbe à l'angle antéro-inférieur en une petite apophyse pointue. La surface calcanéenne antérieure est courte et bombée à la manière des *Felis*

Source : MNHN, Paris

et séparée de la surface articulaire naviculaire par un champ ligamentaire rugueux très important. La surface calcanéenne postérieure est plus courte que chez les *Felis*, mais aussi profondément creusée. Par contre un col aminci et plus allongé supporte une tête articulaire étalée et aplatie comme chez les plantigrades. La surface articulaire de la tête est peu arrondie, comme chez les *Felis*. On y distingue une facette pour le naviculaire et une autre plus petite à l'angle antéro-externe, pour le cuboïde. La surface naviculaire se prolonge sur la face interne de la tête en formant un coude à angle droit, et réserve ainsi une petite facette lisse sur laquelle viennent glisser les ligaments latéro-internes de l'articulation du tarse, un peu comme chez le Glouton.

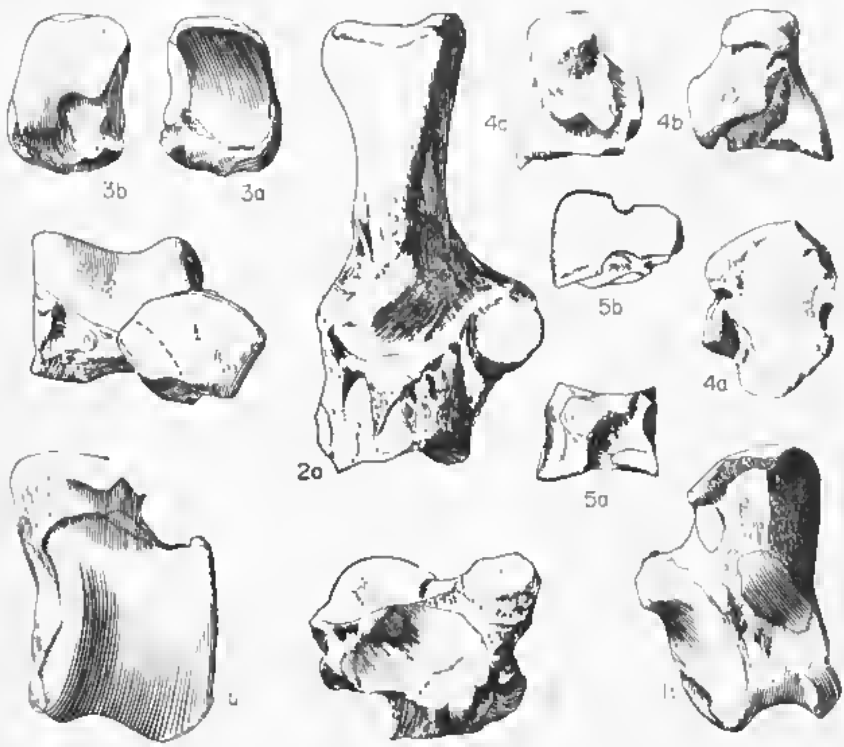


Fig. 36. — *Hemicyon sansaniensis*. — *1)* Astragale droit (283) : a, face supérieure ; b, face inférieure ; c, face antérieure ; *2)* Calcanéum droit (351) a, face supérieure ; b, face antérieure ; *3)* Naviculaire gauche (316) ; a, face supérieure ; b, face inférieure ; *4)* Cuboïde droit (359) ; a, face antérieure ; b, face externe ; c, face interne ; *5)* Troisième cunéiforme droit (285), privée de sa partie postérieure : a, face externe ; b, face inférieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Du côté externe, le col s'amincit en une fine lame osseuse qui atteint presque la face externe. En avant du versant externe de la poulie se trouve une petite aire verticale sur laquelle s'insère un fort ligament.

Source : MNHN, Paris

Plithocyon : L'astragale attribué à *Plithocyon armagnacensis* se distingue aisément de celui d'*Hemicyon sansaniensis*. C'est un os plus court et plus trapu, à la poulie trochléenne plus profonde et au col plus resserré. Il n'y a plus de lame osseuse reliant du côté externe la tête au corps de l'os mais un simple angle vif au côté externe du col.

Le champ ligamentaire inférieur est beaucoup plus réduit. La surface astragalienne antérieure vient en effet très en avant et est même reliée à la surface articulaire cuboïdienne par une petite crête, comme chez le Jaguar.

Cette surface cuboïdienne est plus ronde que chez *Hemicyon sansaniensis*. La facette péronéale, si lisse et plate, se relève à l'angle antéro-inférieur interne et forme une apophyse pointue beaucoup plus importante que chez *Hemicyon sansaniensis*, de telle sorte que le péroné ne puisse avoir aucun contact avec le calcanéum, ce qui n'est pas le cas chez *Hemicyon sansaniensis*. A cette apophyse correspond sur la face inférieure de l'astragale une surface calcanéenne postérieure plus large en avant que chez *Hemicyon sansaniensis*. Cette surface est aussi plus profondément creusée que chez cette dernière espèce, et la surface astragalienne antérieure se prolonge en arrière par une petite facette terminale à angle droit de la principale, comme chez le Jaguar, assurant ainsi une plus forte fixité de l'articulation astragalo-calcanéenne. Le bord interne de la poulie, vu latéralement, est enfin plus enroulé et se prolonge en arrière par une petite surface qui s'inscrit dans la même courbe au lieu de se relever en sens inverse comme chez *Hemicyon sansaniensis*.

Calcaneum. — Les calcanéums peuvent se séparer en deux lots aussi facilement que les astragales. Tous sont des os plus voisins de ceux des Félins que de ceux des Ours et des autres Carnassiers plantigrades.

Hemicyon. (315, 353, 351, 355, 356 et 284). Les grands échantillons de ce type ont la massivité du calcanéum d'*Amphicyon major* tandis que le plus petit a la taille et la gracilité du calcanéum du Jaguar. Sur les grands échantillons le *Corpus calcanei* est plus épais et plus court que chez le Lion.

La surface astragalienne antérieure est bien ronde et ne se prolonge pas en avant du *Sustentaculum tali*. La surface astragalienne postérieure est plus large que chez le Lion, mais plus courte et d'une courbure plus accusée. Du côté externe elle tourne pour réserver au péroné une petite facette indépendante orientée légèrement vers l'extérieur. Juste en avant l'insertion du Court Extenseur des doigts est indiquée par une gorge profonde. Le tubercule péronéen forme une petite éminence allongée. Sur un échantillon, une petite gouttière pour le tendon du Long Péronier en creuse médianement l'extrémité. La facette cuboïdienne est très allongée et d'un dessin assez géométrique.

La face externe est presque exclusivement occupée par la très forte insertion en creux pour la Chair carrée de Sylvius. La tubérosité postérieure diffère peu de celle de *Felis tigris*. La coulisse pour le tendon d'Achille est cependant plus importante et la surface d'insertion de ce

Source : MNHN, Paris

tendon plus réduite. Sur la face inférieure de cette tubérosité, du côté interne, la proéminence allongée sur laquelle s'insère l'Abducteur du cinquième doigt est plus développée que chez les *Felis*.

Sur quelques échantillons se rapportant à ce type de calcanéum, la facette cuboïdienne est moins allongée, l'insertion du Court Extenseur des doigts est à peine marquée, et il existe sur le rebord de la facette cuboïdienne, à l'angle antéro-interne de la face supérieure, une petite facette pour la tête de l'astragale. Sur l'échantillon de petite taille, le *Corpus calcanei* est plus étroit et plus allongé, la facette antérieure, pour la tête de l'astragale existe, et le tubercule péronéen est traversé par une petite gorge latérale. L'insertion de la Chair carrée de Sylvius demeure cependant très profonde et même plus étendue vers l'arrière que sur les forts échantillons et la gorge pour le Court Extenseur des doigts est fortement marquée.

Plithocyon. (311, 351, 352, 357 et 358). Ces cinq calcanéums sont légèrement plus courts. Les surfaces astragaliennes y sont plus proches du bord antérieur. La surface astragalienne postérieure est plus étroite, à rayon de courbure plus petit et se prolonge un peu plus en arrière, de manière à amorcer une courbure en sens inverse, comme chez le Glouton. De cette surface, il ne se détache pas de facette destinée à recevoir le péroné, ce qui correspond bien à ce que nous avons vu sur l'astragale. De même la surface astragalienne antérieure, bien ronde, se prolonge en arrière jusque sur la face postérieure du *Sustentaculum tali* par une petite facette orthogonale à la première et concordant bien à la surface correspondante, en coude, de l'astragale. En avant, une facette articulaire en triangle pour la tête de l'astragale rejoint le bord antérieur de l'os. L'insertion du Court Extenseur des doigts n'est pas plus fortement marquée que chez les *Felis* et le tubercule péronéen est plus aminci à sa racine et plus évasé à l'extérieur. Sur la face externe, l'insertion est plus évasée à l'extérieur. Sur la face externe, l'insertion de la Chair carrée de Sylvius s'étale moins en arrière et marque beaucoup moins fortement la surface osseuse où elle s'attache que chez *Hemicyon sansaniensis*.

Naviculaire. — Aux deux types d'astragales correspondent des naviculaires trouvés en connexion.

Hemicyon : Ce naviculaire est très peu élevé, étroit et allongé. La facette astragalienne, moins profonde que chez les Ours, est deux fois plus longue que large. Les facettes inférieures indiquent l'existence des trois cunéiformes ayant à peu près la même importance relative les uns par rapport aux autres que chez *Procyon*. La face externe présente une facette articulaire allongée et très creuse pour le cuboïde. Je ne connais pas de Carnassiers chez qui cette facette ait cette disposition.

Plithocyon : Le second type de naviculaire est d'une silhouette assez différente. Il est plus court, plus large, et le bord postérieur est plus oblique en raison d'une grande réduction de l'angle postéro-externe. La surface astragalienne est plus profonde et celle réservée au cuboïde à la fois plus

Source : MNHN, Paris

haute, plus courte et crensée beaucoup plus profondément. La facette d'articulation pour le premier cunéiforme est plus étroite, allongée, étirée en arrière et légèrement déjetée du côté interne. La tubérosité postéro-interne est plus large aussi que sur le type précédent.

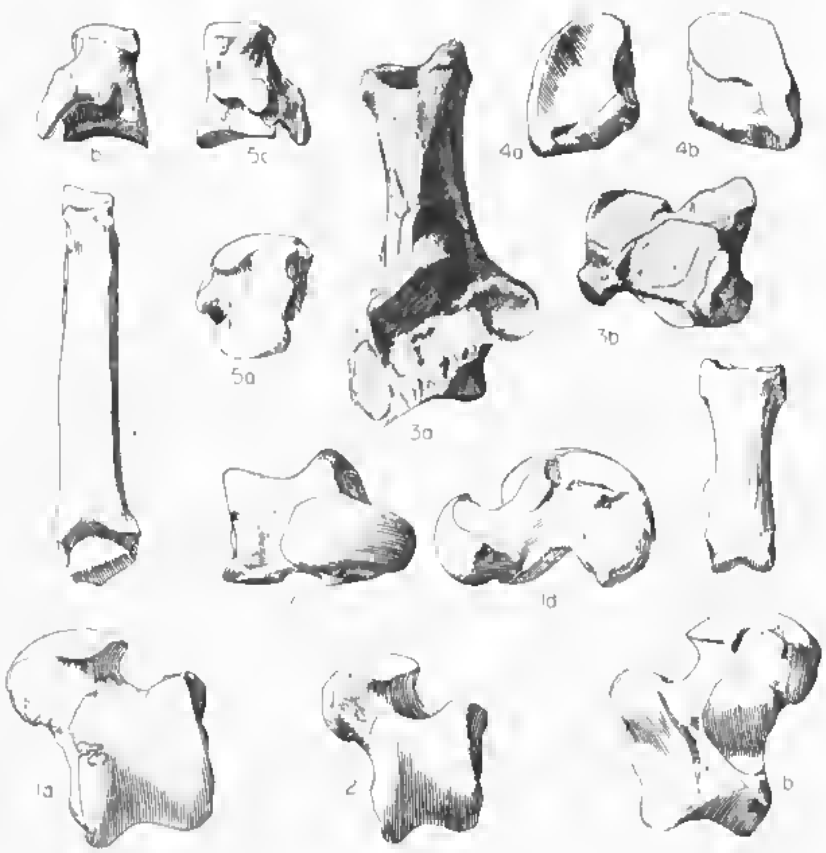


Fig. 37. — *Pithecyon armagnacensis*. — *1)* Astragale droit (343) : a, face supérieure ; b, face inférieure ; c, face antérieure ; d, face interne ; *2)* Astragale droit (350), face supérieure ; *3)* Calcanéum droit (341) : a, face supérieure ; b, face antérieure ; *4)* Naviculaire droit (360) : a, face supérieure ; b, face inférieure ; *5)* Cuboïde droit (360) : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face interne ; *6)* Deuxième métatarsien droit (346), face antérieure ; *7)* Première phalange (318), face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Cuboïde. — Deux types de cuboïdes sont aussi bien distincts. Ils sont tous deux bâtis sur le modèle de celui d'*Hemicyon ursinus* et bien reconnaissables à leur grande hauteur, leur facette calcanéenne en rectangle allongé, leur petite facette oblique d'articulation avec la tête de l'astragale et à celle, si spéciale, réservée au naviculaire ainsi qu'à leur apophyse crochue dont la conformation ne rappelle aucun autre Carnivore.

Source : MNHN, Paris

Hemicyon : Le cuboïde de ce type présente une face antérieure haute et légèrement évasée à l'angle antéro-inférieur. La facette articulaire avec le troisième cunéiforme est formée de deux parties arrondies reliées par un large pont et domine une petite dépression en fossette. La surface articulaire avec le naviculaire vient en contact avec cette facette et épouse une forme courbe en S. La facette supérieure est étroite et très peu inclinée, au contraire de ce que l'on peut observer chez les animaux qui ont une main étalée tel qu'*Ursus*, *Meles* ou *Amphicyon*. L'apophyse crochue est massive et son extrémité libre descend jusqu'au niveau de la surface supérieure des métatarsiens. Elle s'attache à l'angle postéro-interne de la face postérieure, remonte obliquement selon cette face, émet une prolongation le long de la face externe presque jusqu'au niveau de la face antérieure et envoie une attache discrète jusqu'à l'angle postéro-externe de la surface articulaire calcanéenne.

Plithocyon : Ce cuboïde se distingue du précédent par un moindre bombement de sa face antérieure, par sa surface inférieure moins creuse, son crochet moins trapu, plus mince et surplombant plus franchement l'ouverture antérieure de la gouttière qu'il recouvre, enfin par la présence, à l'angle antéro-interne de la face interne, d'une petite surface supplémentaire d'articulation.

Troisième cunéiforme. — Hemicyon. Ce troisième cunéiforme d'*Hemicyon sansaniensis* est plus étroit et plus haut que celui des *Felis*. La surface inférieure est semblable à celle du Glouton, la surface supérieure est creuse, les facettes latérales sont bien développées.

Métatarsiens. — Les métatarsiens sont longs et droits comme ceux de *Felis*, *Gulo* et *Cryptoprocta*. Les métatarsiens médians étaient aussi étroitement serrés les uns contre les autres que chez les Félins alors que chez *Gulo*, *Meles*, *Amphicyon* et les Ours ils s'écartent en éventail. Cependant, à la ressemblance de ces plantigrades, Mt IV est plus long que Mt III et le premier métatarsien, comme l'indique la forme de l'astragale et du naviculaire s'écartait des autres métatarsiens.

Deuxième métatarsien. — Plithocyon : Ce Mt II est droit et large. Ses proportions rappellent celles du Glouton. La facette articulaire proximale est étroite mais dessine une courbe régulière, indiquant une plus grande possibilité de mouvement avec le second cunéiforme que chez *Felis* et *Canis*. Cette surface articulaire se relève légèrement à l'arrière en sens inverse sur une petite tubérosité postérieure. Les surfaces articulaires avec Mt III sont planes comme chez le Glouton.

Troisième métatarsien. Hemicyon : Mt III est un os très droit profondément marqué d'impressions musculaires. Il est un peu plus épais que le Mt III du Lion, la surface supérieure est à peine plus courbée et de contour plus étroit, et les insertions ligamentaires avec les métatarsiens voisins sont aussi fortes. Un léger bombement assez irrégulier marque la face antérieure de l'os. La tête articulaire distale est aussi étroite par rapport

Source : MNHN, Paris

à la largeur de la diaphyse que chez le Liou, mais s'allonge transversalement en forme de petit tonnelet. Une petite gorge assez profonde la surmonte.

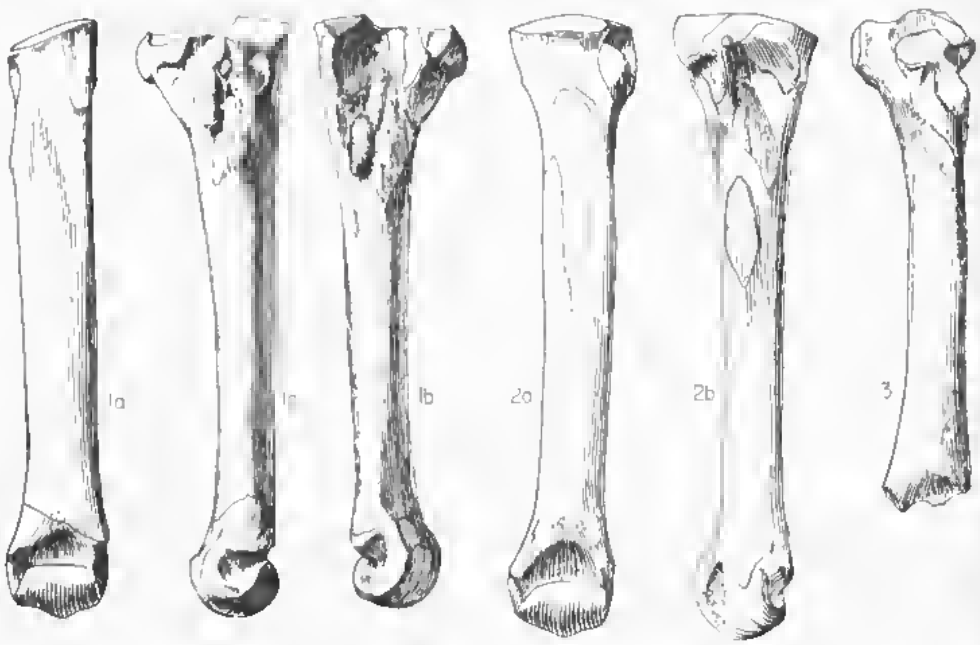


FIG. 38. — *Hemicyon sansaniensis*. — *1)* Troisième métatarsien gauche (287) : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face interne ; *2)* Quatrième métatarsien droit (288) : a, face antérieure ; b, face externe ; *3)* Cinquième métatarsien droit (289), face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Plithocyon : Le Mt III de cet animal est plus court que son homologue chez *Hemicyon sansaniensis*. La face antérieure est plus plate, la tête articulaire distale est surmontée d'une gorge moins profonde. L'angle antéro-interne de la face supérieure se relève en une petite apophyse peu marquée mais différente de celle d'*Hemicyon sansaniensis*, car elle se prolonge vers le bas par une petite bride osseuse et réserve au coin de la face antérieure une petite fossette plus nette. Mais les différences les plus facilement observables résident dans l'emplacement des champs ligamentaires. Sur la face externe, l'insertion ligamentaire postérieure est plus réduite et plus haut placée que l'insertion ligamentaire antérieure, alors que cette disposition est exactement inversée chez *Hemicyon sansaniensis*.

Quatrième métatarsien. Hemicyon : Le Mt IV d'*Hemicyon sansaniensis* est plus droit et légèrement plus long que le Mt III. La face antérieure est légèrement moins bombée que chez le Lion et marquée dans sa moitié proximale de fortes insertions ligamentaires. La face supérieure épouse une courbure en voussoir moins accentuée que chez le Glouton, mais plus que chez le Lion.

Source : MNHN, Paris

Plithocyon : D'une force sensiblement égale et correspondant à un animal de même taille, le Mt IV de *Plithocyon armagnacensis* est plus court que celui d'*Hemicyon sansaniensis*. La tête articulaire est un peu moins large et la face antérieure à peine marquée d'une faible crête sensiblement médiane. Les insertions ligamentaires, comme sur Mt III, sont très différemment réparties par rapport à *Hemicyon sansaniensis*. Sur la face interne les deux insertions sont contiguës alors qu'elles étaient bien séparées chez *Hemicyon sansaniensis*, et sous l'apophyse postéro-supérieure existe une surface rugueuse d'insertion ligamentaire qui forme avec la face externe une carène très aigue.

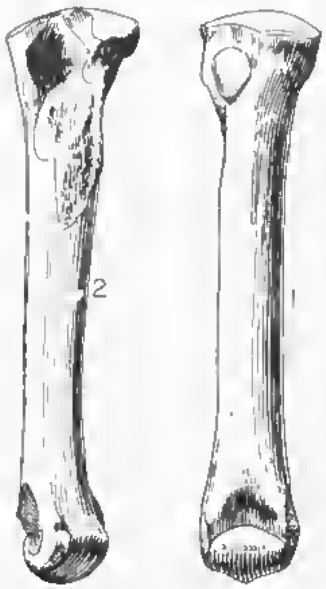


FIG. 39. — *Plithocyon armagnacensis*. — Quatrième métatarsien gauche (318) : 1, face antérieure ; 2, face externe. Grandeur naturelle × 2/3.

Cinquième métatarsien. — Hemicyon. A la différence des métapodes précédents, le Mt V d'*H. sansaniensis* est fortement arqué. Il est bien plus court que le Mt IV. La section en est triangulaire mais non à la manière des Ours. Ce n'est pas le bord externe qui s'étire vers l'extérieur, mais la forte carène postérieure qui, sur la face postérieure, limite les surfaces d'insertions des Interrosseux IV et V. Les facettes d'articulation avec Mt V ont encore un fort cachet ursoïde. La facette antérieure est bombée et la facette postérieure, très en arrière, regarde vers le bas. La facette articulaire avec le cuboïde est beaucoup plus réduite et rappelle celle du Lion. L'extrémité proximale est large et aplatie. A son extrémité externe, la petite apophyse isolée sur laquelle s'attache le Cubital externe est particulièrement importante et bâtie comme chez le Lion.

Source : MNHN, Paris

Plithocyon : Une extrémité distale provenant très vraisemblablement du même sujet que les Mt II et III de ce type montre une diaphyse encore bien courbe, une section en triangle, une plus grande largeur de la face interne par rapport à celle des autres faces et une tête articulaire bien ronde.

Première Phalange. *Hemicyon :* Les premières phalanges sont fort voisines de celles du Lion, mais plus courtes. Les surfaces articulaires proximales semblent identiques. La face antérieure est moins bosselée et les deux bords de la poulie articulaire distale sont moins resserrés l'un contre l'autre que chez les *Felis*. Par ce dernier caractère et le degré de son aplatissement, ces premières phalanges apparaissent comme des intermédiaires morphologiques entre celles du Glouton et celles des Félins.

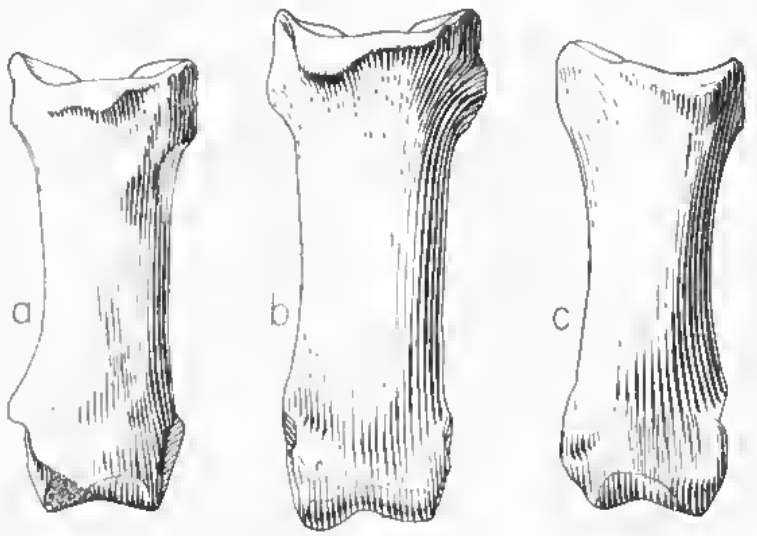


FIG. 40. - *Hemicyon sansaniensis*. — Premières phalanges (a, 290 ; b, 291 ; c, 292), face antérieure. Grandeur naturelle × 5/4.

Plithocyon : Les phalanges de ce type sont plus allongées, plus étroites que celles d'*Hemicyon* et s'éloignent davantage de celles de *Gulo*.

Secondes Phalanges. — Nous possédons quelques secondes phalanges provenant du sujet type de *Plithocyon armagnacensis*. Ces phalangines sont bien plus courtes que celles du Lion et du Glouton, et très fortes aux extrémités. Leur surface articulaire distale est large comme celle des Ours et présente aussi une très légère dissymétrie.

Phalange unguéale. Avec les mêmes restes du sujet type de *Pl. armagnacensis* s'est conservée une phalange unguéale. Cette phalangette à la surface articulaire peu dissymétrique et à la partie distale étroite, longue

Source : MNHN, Paris

et assez peu haute, correspond à une griffe non rétractile et moins puissante que celle d'*Amphicyon*.

Biologie des Hémicyonides. — Par leur squelette, les Hémycionides apparaissent comme des Carnassiers aux lignes plus fines et aux membres plus élancés que les Amphicyons.

L'humérus, le radius et le tibia complets de l'*Hemicyon ursinus* de Santa Fé sont des os aussi graciles et élancés que ceux des grands félins actuels. L'humérus et le radius sont même plus allongés. Le cubitus d'*Hemicyon sansaniensis*, pour une surface articulaire proximale plus réduite, a la même longueur et est à peine plus large dans le sens antéro-postérieur que le cubitus de *Felis leo*. Les extrémités de ces membres ne sont pas volumineuses comme chez les Ours, le Glouton ou même le Blaireau, mais aussi étrécies que chez les Félins. La surface articulaire distale de l'humérus, d'un type encore très ursoïde chez *Cephalogale*, exquisse chez les Hémicyonides miocènes un dessin se rapprochant de celui du Loup.

Sur le tibia d'*H. ursinus*, le rapport des surfaces d'insertion du Tibial postérieur et du Chef externe du Perforant est identique à celui du Lion.

L'astragale porte une trochlée très profonde et le calcanéum est un os allongé, plus semblable à celui des *Felis* qu'à celui des Ours.

Les métapodes sont allongés et les doigts V de la main et du pied sont réduits en longueur par rapport aux autres doigts. Ces seules considérations indiquent un mode de déplacement plus proche de celui des Félins actuels que de celui des Ours.

Cependant, ces Hémicyonides restent encore primitifs par bien des points de leur anatomie : l'omoplate et l'insertion deltoïdienne de l'humérus se présentent comme chez le Glouton, l'articulation du coude est d'un type encore très ursin, les os connus du carpe sont massifs comme ceux des plantigrades, Mc I est encore très long, Mc V est plus fort que Mc IV, Mt I est important et Mt IV plus long que Mt III ; enfin l'astragale présente une tête articulaire très étalée transversalement et le calcanéum est, à quelques exceptions près, un os encore robuste, aux surfaces articulaires comparables à celles des plantigrades.

A ces indices s'ajoute un fait plus significatif encore. L'humérus de *Cephalogale* est court et trapu comme celui des Ours. L'empreinte deltoïdienne y descend aussi bas, la *Crista supinatoria* y est aussi large et la surface articulaire distale présente un condyle de forme cylindrique à côté d'une trochlée peu importante. Les métapodes de *Cephalogale*, d'après Schlosser (1887), seraient identiques à s'y méprendre à ceux du Glouton. Au contraire l'humérus des Hémicyonides s'est modifié dans le sens de celui des *Felis* et les métapodes se sont allongés, tandis que Mc V et Mt V ont subi par rapport aux métapodes médians une nette réduction en longueur. Cette évolution est significative. Les Hémicyonides sont bien moins plantigrades que *Cephalogale*. Je verrai en eux des animaux semi-digitigrades moins forts que les Amphicyons mais plus légers, plus sveltes et plus rapides à la course.

Source : MNHN, Paris

Nous pouvons tirer quelques indices du régime des Hémicyonides à partir de l'anatomie et de l'usure dentaires. Chez *Hemicyon* comme chez *Dinocyon*, les dents épaisses, larges, aux puissants tubercules subpyramidaux indiquent un régime broyeur. La réduction fréquente des prémolaires et la force des canines épaisses et non coupantes parlent dans le même sens. L'abrasion horizontale très importante des pointes confirme ce diagnostic.

Chez *Plithocyon* il en est différemment. La denture est plus piquante, les pointes des molaires plus aiguës, les canines supérieures plus effilées et tranchantes. Comme chez *Ursavus* et *Ursus*, les molaires sont couronnées de petites crêtes externes et internes, aiguës et peu saillantes. *Ursavus*, pense-t-on, avait un régime omnivore. L'usure dentaire de *Plithocyon* ne s'accorde pas avec ce régime. Sur les dents de cet animal, figurées par Blainville, les tubercules externes des dents sont usés surtout horizontalement tandis que les denticules internes sont absolument intacts. Cette usure horizontale portant d'abord sur les pointes externes est celle de *Dinocyon*, *Hemicyon* et même *Amphicyon*.

Le caractère de broyeur d'os, comme le montre la structure plus fine de sa denture, est déjà moins marqué chez *Plithocyon* que chez *Hemicyon* ou *Dinocyon*. L'usure des dents est aussi plus oblique qu'horizontale, et il s'y ajoute une certaine usure verticale des pans des murailles externes des dents inférieures. *Plithocyon* déchirait plus qu'il ne broyait, *Hemicyon* et *Dinocyon* apparaissent comme plus franchement broyeurs d'os.

Source : MNHN, Paris

FAMILLE DES PROCYONIDAE

Sous-famille des Ailurinae

Schlossericyon viverroides Schlosser

Aeluravus viverroides Schlosser (1916, p. 25, *pl. II, fig.* 30,31*)*.
Sivanasua viverroides Schlosser. Pilgrim (1931, p. 31).
Sivanasua viverroides Schlosser. Viret (1951, p. 17, *pl. II fig.* 19.)
Schlossericyon viverroides Schlosser. Crusafont (1959, p. 127, fig. 1, 2, 3a).

450. — Calcanéum droit.

L'espèce *Aeluravus viverroides* fut établie par Schlosser sur quelques restes dentaires du sidérolithique d'Attensfeld. Pilgrim leur retira plus tard le nom d'*Aeluravus* — terme pré-employé par Rütimeyer en 1891 — et proposa en remplacement celui de *Sivanasua*, rattachant ainsi l'espèce non plus aux Ailurinés comme Schlosser, mais aux Procyoninés, près de

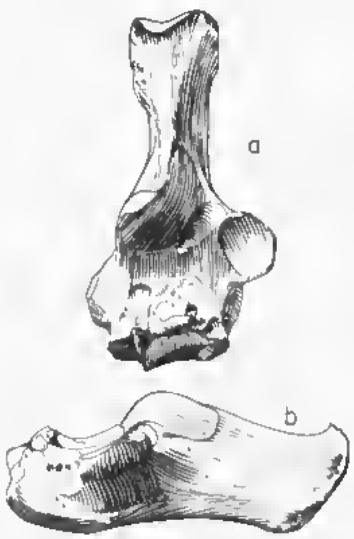


Fig. 41. — *Schlossericyon viverroides.* Astragale droit (450) ; a, face supérieure ; b, face interne. Grandeur naturelle.

Nasua, J. Viret a depuis rapporté à la même espèce une carnassière supérieure isolée de La Grive Saint-Alban (1951) et M. Crusafont, tout récemment, plusieurs dents du Burdigalien de Rubi, dans le Valtès-Pènèdes. Sur ces derniers documents, Crusafond a montré que les espèces décrites

Source : MNHN, Paris

par Pilgrim dans les Siwaliks, *Sivanasua palaeindicus* et *S. himalayensis*, étaient génériquement différentes de la forme européenne pour laquelle il propose le nom de *Schlosserictis*.

Je tente de rapporter à ce rarissime Carnassier un calcanéum isolé en parfait état de conservation, qui lui correspond par la taille et se rapproche plus, par ses caractères, de *Nasua* que d'aucun autre Carnivore actuel ou disparu.

Comme le calcanéum de *Nasua*, c'est un os allongé et grêle, aminci dans sa partie moyenne et s'élargissant en arrière pour donner une tubérosité postérieure relativement volumineuse. La surface astragalienne postérieure est de même étroite, allongée et d'une seule courbure. La surface astragalienne antérieure est arrondie, isolée et se termine par une minuscule retombée postérieure, comme chez *Nasua*. Le *Sustentaculum tali* surplombe une gouttière aussi creuse que chez *Nasua* pour le passage du tendon du Chef externe du Perforant. La surface articulaire cuboïdienne épouse un contour triangulaire. Du côté externe, le tubercule péronéen s'écarte fortement du *Corpus calcanei* et forme une mince apophyse, renflée à son extrémité et creusée d'une profonde gouttière longitudinale pour le tendon du Long Péronier.

Les différences sont faibles avec les *Coatis*. La surface d'insertion de l'Accessoire du Perforant ou Chair carrée de Sylvius occupe une superficie plus importante sur la face externe et l'empreinte laissée est plus fortement marquée. On distingue même les marques d'attaches de faisceaux musculeux différents. Le *Sustentaculum tali* est plus mince et la gouttière pour le tendon d'Achille est considérablement plus large. Ces deux derniers caractères se retrouvent chez *Ailurus fulgens*. Mais le calcanéum du petit Panda, trop court, aux reliefs inférieurs trop amollis et aux proportions trop différentes ne peut supporter plus loin la comparaison.

Biologie. — Les seules différences importantes avec *Nasua* résident dans une taille plus considérable, une force accrue des muscles fléchisseurs — Perforant et Soléaire — et une plus grande gracilité de l'os. Ces indices vont dans le même sens. Les Coatis, agiles grimpeurs, ont des muscles fléchisseurs puissants. Il est normal que pour posséder la même agilité dans les arbres, un animal voisin et de plus forte taille ait intérêt à posséder des Fléchisseurs plus forts et un squelette relativement plus léger. Je pense donc que ce calcanéum a appartenu à un animal rappelant les Coatis, plantigrade comme eux, et comme eux volontiers arboricole.

Source : MNHN, Paris

FAMILLE DES MUSTELIDAE

Sous-famille des Mustelinae

Ischyrictis zibethoides Blainville

(Pl. IX, fig. 1 à 1, pl. XVI, fig. 1 à 7)

Viverra zibethoides Blainville (1811 genre *Viverra*, p. 75, pl. XIII).
Viverra zibethoides Blainville. Lartet (1851, p. 18).
Amphicyon zibethoides Blainville. Gervais (1859, p. 216, *pl. XXVIII, fig.* 13).
Mustela zibethoides Blainville. Filhol (1891, p. 98, *pl. VI, fig.* 1-15).
Ischyrictis zybethoides Blainville. Helbing (1930, p. 637, fig. 1-4).
Ischyrictis zibethoides Blainville. Viret (1951, p. 51).

373. — Fragment de mandibule avec P_4-M_1. Type. Fig. Blainville, (1841, genre *Viverra*, *pl. XIII*). Fig. Gervais (1859, *pl. XXVIII*, fig. 13). Long. M_1 15,5 mm.
374. — Fragment de mandibule avec M_1. Type. Fig. Blainville (1841 genre *Viverra*, *pl. XIII*). Long. M_1 15,9 mm.
392. — Mandibule avec P_2-M_2. Fig. Filhol (1891, *pl. VI*, *fig.* 13-14-15). Long. P_2-M_2, 53,3 mm ; long. M_1 17,8 mm.
375. — Mandibule droite avec C brisée, P_2-M_1. Long. P_2-M_1 48,8 mm ; long. M_1 17,4 mm.
376. — Mandibule gauche avec C brisée, P_2, P_4-M_1. Long. P_2-M_1 49 mm. ; long. M_1, 17,5 mm. Même sujet que le précédent.
377. — Mandibule avec P_3-M_1. Long. M_1 18,6 mm.
378. — Mandibule avec P_2-P_4 et M_1 rougée jusqu'aux racines du vivant de l'animal.
379. — Mandibule avec P_2-M_1. Long. P_2-M_1 48,2 mm ; long. M_1 16,6 mm.
380. — Mandibule avec P_2-M_1. Long. P_2-M_1 46 mm. ; long. M_1 16,6 mm.
381. — Mandibule avec P_3-M_1. Long. M_1 16,4 mm.
382. — Fragment de mandibule avec P_4 brisée et M_1. Long. M_1 17,2 mm.
383. — Fragment de mandibule avec P_2-P_4.
384. — Canine inférieure.
393. — Canine inférieure. Même sujet que 392, fig. Filhol (1891, *pl. VI*, *fig.* 9-10)
394. — Canine supérieure. Même sujet que le précédent.
385 à 389. — Canines supérieures.
390. — Canine supérieure de lait.
391. — Carnassière supérieure. Long. 16,8 mm.

Pièces squelettiques ayant appartenu au même sujet que la mandibule 392 et les canines 393 et 394 :

395. — Vertèbre caudale brisée. Hauteur 10,4 mm.
396 à 198. — Vertèbres caudales complètes d'un rang bien postérieure. Hauteur 9 mm et 8 mm ; longueur 31,4 mm ; 31,2 mm ; 29,8 mm.
399. — Humérus, extrémité distale. Largeur max. 35,7 mm.
400. — Cubitus, extrémité proximale.

Source : MNHN, Paris

401. Radius, extrémité distale. Fig. Filhol (1891, pl. *VI*, *fig.* 1-2).
402. — Pisiforme.
403. Mc II, moitié proximale.
404. — Mc IV. Long. 17,6 mm, Fig. Filhol (1891, *pl. VI*, *fig.* 8).
405. — Astragale. Long. 25,4 mm. Largeur tête 13,9 mm. Fig. Filhol (1891, *pl. VI*, *fig.* 11-12).
406. Calcanéum. Long. 42 mm. Fig. Filhol (1891, pl. *VI*, *fig.* 5-6).
407. - Mt I. Long. 37,4 mm.
408. — Mt IV. Long. 58,5 mm. Fig. Filhol (1891, *pl. VI*, *fig.* 7).
409. Mt V. Long. 52,8 mm.
410. Métapode, extrémité distale.
411 à 415. - Premières phalanges.
416. — Seconde phalange.

Autres pièces du squelette d'*Ischyrictis zibethoides* :

417. - - Atlas.
418. — Humérus complet. Long. 140,5 mm. Larg. extrémité distale 35 mm.
419. - - Humérus privé de son extrémité distale. Taille du précédent.
420. - Humérus, extrémité distale. Largeur 31,5 mm.
421. - Humérus, moitié distale. Provient d'un jeune sujet aux os incomplètement épiphysés. Larg. extr. distale 31,5 mm.
422. Radius. Long. 103,7 mm.
423. - Cubitus privé de son extrémité distale.
424. - Cubitus, extrémité proximale.
425. - Cubitus, moitié proximale. Même jeune sujet que 421.
426. Mc I. Long. 29,7 mm.
427. — Mc III brisé.
428. Mc IV brisé.
429. Mc IV. Long 17,2 mm.
430 et 119. Fémurs, extrémités proximales.
431. — Fémur, extrémités distale et proximale. Même sujet non adulte que l'humérus 421 et le cubitus 425.
432. — Tibia, extrémité distale.
433. Astragale privée de sa tête. Même sujet que le précédent.
434. — Calcanéum. Long. 39,3 mm.
435. — Mt II. Long. 50,8 mm.
436. — Mt III. Long. 56,2 mm.
437. Mt III. Long. 51,3 mm.
438. Mt III, extrémité proximale.
439. - Mt IV, extrémité proximale.
440 à 443. — Premières phalanges.
444 à 446. - Deuxièmes phalanges.
447-448. Phalanges unguéales.

Ce grand Mustélidé fut découvert à Sansan par Lartet et décrit par Blainville qui le plaça, avec une pointe de doute, auprès de la Civette et du Zibeth, chez les Viverridés. Il figura trois fragments de mandibules dont l'un, portant une prémolaire comprimée et haute, a appartenu en fait à *Dorcatherium crassum*. Gervais crut meilleur de ranger les trois mêmes fragments mandibulaires chez *Amphicyon* et c'est à Filhol que revient le mérite d'avoir établi l'appartenance de l'espèce *zibethoides* aux

Source : MNHN, Paris

Mustélidés, sous le nom générique de *Mustela*, pris au sens large. Il indique en effet, en conclusion de son chapitre, que ce Carnassier ne doit pas se placer dans le genre *Mustela*, mais « qu'il aurait plus d'affinités avec les *Trochictis*, auxquels il faudrait le réunir, à moins d'en faire un genre spécial ». Ce dernier pas fut franchi par Helbing (1930) sur des documents du Burdigalien d'Artenay.

Mandibule. — La mandibule est longue, haute et épaisse. Par son allongement elle ressemble plus à celle de la Martre qu'à celle des Mustélidés modernes de grande taille. Elle est cependant bien plus haute que celle de *Martes*. Le profil du bord inférieur de la branche horizontale est le même, sauf en avant où la hauteur de l'os mandibulaire demeure importante, la canine étant implantée moins obliquement et le menton étant moins fuyant. Les deux trous mentonniers ont une position identique. La branche verticale montre un bord antérieur rectiligne. La fosse massétérine est profonde et descend jusqu'au bord inférieur de la branche horizontale. L'insertion du Masséter antérieur est fortement imprimée sur l'os.

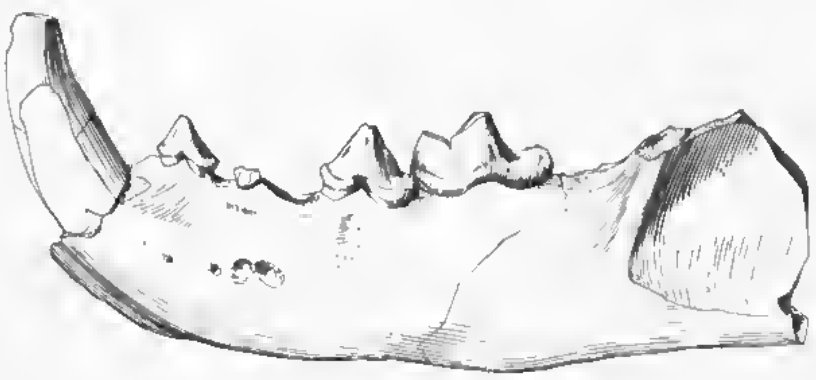


Fig. 42. — *Ischyrictis zibethoides.* — Mandibule gauche (376), face externe. Grandeur naturelle.

Denture inférieure. — La canine inférieure est une dent forte et recourbée en arrière, son émail est légèrement guilloché et elle ne présente, au niveau du collet, ni rétrécissement ni renflement. Elle possède une carène antéro-interne et une carène postérieure, légèrement interne aussi. Ces carènes sont en général très peu marquées.

P_1 n'a qu'une racine. Les autres prémolaires sont biradiculées, régulièrement croissantes en force et en dimensions, et séparées les unes des autres par des diastèmes assez importants. Une petite cuspide accessoire apparaît sur P_3 mais n'est bien développée que sur P_4. Un petit cingulum postérieur existe sur les trois dernières prémolaires.

Source : MNHN, Paris

M_1 a un trigonide allongé et un talonide court. Le métaconide est assez réduit et sensiblement au niveau du protoconide. Le talonide se compose d'un hypoconide plus ou moins haut, d'une partie centrale assez fortement inclinée du côté lingual et se terminant, au bord de la muraille interne, par un mince bourrelet en saillie qui se prolonge à l'arrière et rejoint la terminaison postérieure de l'hypoconide.

M_2 est uniradiculée, ronde et composée de deux pointes très écrasées, protoconide et métaconide, que suit un talonide très réduit.

Denture supérieure. La canine supérieure est courte, ellilée et de section ovalaire. Deux lines carènes s'y distinguent nettement. L'émail est légèrement guilloché comme celui des canines inférieures.

La P^4 jusqu'alors inconnue d'*Ischyrictis zibethoides* est fort semblable à celle de *Luphictis mustelinus*, à la taille près. C'est une dent robuste à tubercule interne conique projeté très en avant. Tout l'émail de la dent est recouvert d'un fort guillochage. Le cingulum basal est plus fort du côté lingual, plus faible du côté externe. Il se relève à l'angle antéro-labial de la dent en une petite pointe parastylique qu'une crête peu saillante relie au sommet du paracône. La crête qui relie ce paracône au talon interne sur *Luphictis mustelinus* (Viret, 1933) n'existe cependant pas ici.

Variations individuelles. — Les douze mandibules ou fragments mandibulaires de l'*Ischyrictis zibethoides* de Sansan ne constituent pas une population homogène. Les variations de longueur de la carnassière atteignent 15 %. Il n'est cependant pas possible d'opérer de coupure entre deux lots différents, comme le montre le tableau suivant :

N° des pièces	*Longueur en mm.*	*Largeur en mm.*
373	15,5	6,8
371	15,9	6,7
381	16,1	7,2
380	16,6	7,1
382	17,2	7,7
375	17,1	8
376	17,5	8
392	17,8	8,3
379	18,1	8,7
377	18,6	

Les petits échantillons non usés (373 et 371) sont cependant un peu différents morphologiquement des autres. Leur talonide est plus étroit, leur hypoconide plus central et plus élevé, à l'encontre de leur métaconide qui, tout en gardant la même hauteur, est plus resserré contre la paroi du protoconide. La fosse massétérine apparaît aussi plus profonde.

Source : MNHN, Paris

Faut-il voir là deux espèces différentes ? Je ne le pense pas car, même sur les grands individus, l'hypoconide est plus ou moins développé d'un échantillon à l'autre. Il semble que l'espèce soit seulement en voie de différenciation et que deux tendances, deux mutations peut-être, apparaissent au sein de la même population de Sansan, sans en altérer l'unité spécifique. Les Mustélidés manifestent au Miocène un buissonnement diversifiant tel qu'il n'est pas étonnant d'en rencontrer des signes à l'intérieur même d'une population localisée.

Comparaison avec l'Ischyrictis zibethoides d'Artenay. — Les pièces d'*Ischyrictis zibethoides* du Burdigalien d'Artenay ne constituent pas plus qu'à Sansan une population homogène. Par rapport à la mandibule décrite par Helbing (1930), celle étudiée par Mayet et figurée sous le nom de *Trochictis zibethoides* mut. *noueli* (1906, p. 227, *pl. IX*, fig. 8) présente des prémolaires (du moins P_2 et P_3 qui sont conservées) bien plus courtes, plus rondes, moins dissymétriques et plus pointues, une M_1 au métaconide un peu plus grêle et plaqué contre le versant interne du protoconide et au talonide plus étroit et rétréci à l'arrière. La M_2 est semblable à celle retrouvée à Sansan. La canine recollée sur la mandibule figurée par Mayet ne peut être comparée, car il s'agit en fait d'une canine supérieure. Une troisième pièce d'Arthenay conservée au Muséum de Paris et provenant comme la précédente de la collection Nouel appartient à la même espèce. C'est un fragment de mandibule portant une P_4 très usée et une carnassière incomplète, le trigonide ayant été brisé. La P_4 est bien semblable à celle figurée par Helbing et le talonide de la carnassière est exactement bâti comme celui du type de la mutation *noueli*. La hauteur de la mandibule est cependant moindre que sur les deux autres pièces.

En conclusion, il est remarquable que, comme à Sansan, la réduction du métaconide accompagne celle de la partie interne du talonide. Le raccourcissement des prémolaires semble allié à ces caractères.

Comparaison avec l'Ischyrictis de Thenay-Pontlevoy. — Mayet a décrit par ailleurs sous le nom de *Trochictis zibethoides* mut. *florancei* Mayet (1906, p. 307, *pl. XII*, *fig.* 13 et 14) une mandibule de l'Helvétien inférieur de Thenay-Pontlevoy. Cette mandibule, comme Mayet l'a fort bien remarqué, est moins massive que celles d'Artenay et de Sansan et, quoique plus courte, répond par sa faible hauteur à un profil plus allongé. Sur le bord alvéolaire les diastèmes ont entièrement disparu. La P_2 a trouvé difficilement sa place entre P_1 et P_3 et est même implantée légèrement de biais. L'usure de la carnassière et de la canine montre cependant qu'il s'agit bien d'un individu adulte. La fosse massétérine est par ailleurs très profonde.

La canine est toute différente de celles de Sansan. C'est une dent plus courte, plus aignë et plus recourbée en arrière. Elle présente un fort épaississement au-dessus du collet, la carène interne est plus médianement placée et la carène antéro-interne est plus accusée. Il existe un fort sillon sur la face externe.

Source : MNHN, Paris

P_4 est plus haute et se dresse plus verticalement que sur les échantillons de Sansan et celui d'Artenay étudié par Helbing.

La carnassière est une dent non pas massive comme le dit Mayet mais très étirée en longueur et aplatie latéralement. Pour une longueur bien plus faible de la mandibule, elle atteint presque la longueur des plus grandes M_1 de Sansan. Le paraconide est allongé, le métaconide a entièrement disparu et n'est plus reconnaissable qu'à une faible crête flanquée sur le flanc du protoconide et d'où n'émerge aucune pointe. Le talonide est rétréci et l'hypoconide y est prédominant. On pourra peut-être considérer cette pièce comme l'aboutissement extrême des tendances félines de l'*Ischyrictis zibethoides* mut. *noueli* d'Artenay sans considérer pour autant cette dernière pièce comme la forme ancestrale de l'*Ischyrictis* de Pontlevoy. En effet le talonide de la variété *noueli* est plus réduit que celui de la variété *florancei*, qui est aussi un peu petite pour descendre de celle-là.

Comparée au matériel plus tardif de Sansan, la pièce de Pontlevoy, avec sa M_1 extrêmement allongée, dépourvue de métaconide et sa canine si particulière, sort nettement du cadre des variations individuelles de l'espèce.

Par ailleurs, l'*Ischyrictis helbingi* de La Grive Saint-Alban me paraît trop différente par sa taille et sa structure pour être apparue au Tortonien seulement. Une telle dent implique une histoire plus longue et je verrais volontiers dans la pièce de Thenay-Pontlevoy la forme ancestrale d'*I. helbingi*, dont elle ne se distingue que par quelques caractères archaïques, taille plus réduite, hauteur moins grande de la carnassière inférieure et régression de la partie interne de son talonide moins poussée.

Le rameau des *Ischyrictis* à cachet félinoïde se poursuit ainsi à travers tout le Vindobonien, parallèlement à celui des vrais *I. zibethoides*. Il représente bien un sous-genre différent, que je propose d'appeler *Hoplictis*, en prenant pour type la mandibule de Pontlevoy-Thenay, *Ischyrictis (Hoplictis) florancei*.

Conclusion sur les Ischyrictis. — Les deux rameaux d'*Ischyrictis* restent voisins et la tendance félinoïde se manifeste encore, après la fourche de séparation des deux sous-genres, dans la lignée plus mustéline d'*Ischyrictis zibethoides*. Les variations individuelles dans le sens de la réduction de la partie postéro-interne de la carnassière et d'une certaine brachyrhynchie sur les matériaux d'Artenay et de Sansan en font foi.

A l'intérieur du même genre, *Ischyrictis (Laphictis) mustelinus* de Steinheim et de La Grive Saint-Alban a réalisé la tendance inverse, gardant jusque dans le Tortonien une taille petite et une carnassière inférieure à talonide peu différencié, très proche de celle des Martres, comme le souligne J. Viret (1951, p. 51).

Les deux petites espèces signalées par Dehm dans le Burdigalien inférieur de Wintershof-West, *Ischyrictis (Laphictis) vorax* et *Ischyrictis (Laphictis) comitans* représentent enfin une autre branche d'*Ischyrictis* qui n'a pas donné de descendance. La perte précoce de P_1 et la forme de la

Source : MNHN, Paris

canine inférieure les écartent en effet de la lignée d'*I. (Laphictis) mustelinus*.

Squelette. — L'atlas est une vertèbre large et bien proportionnée. Le corps de l'atlas et l'arc neural sont de même importance et plus allongés que chez la plupart des Mustélidés. A l'arrière du corps vertébral le tubercule d'insertion des muscles Longs du cou forme une saillie étroite mais très en relief. L'arc neural, au lieu d'être surbaissé et plat, se soulève en une curieuse pyramide pointue.

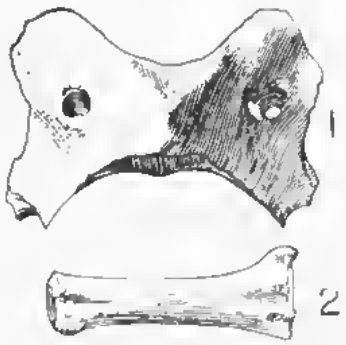


FIG. 43. — *Ischyrictis zibethoides.* — *1)* Atlas (417) face supérieure ; *2)* Vertèbre caudale (396), face latérale droite. Grandeur naturelle.

La section du canal neural est très ronde. Le canal transverse, court et large, s'ouvre en avant sous l'aile de l'atlas et débouche tout près du départ du trou de conjugaison, de telle sorte que la rainure qui joint ces deux orifices sur la face supérieure de l'atlas est très courte.

Les quatre vertèbres caudales conservées proviennent d'un même sujet. Elles sont longues, leur surface articulaire antérieure est hexagonale et rehaussée aux coins de fortes apophyses. Leur facette postérieure est losangique. Un sillon étroit s'allonge sur toute la longueur de la face supérieure. La force et la longueur de ces trois vertèbres indiquent une queue fort longue.

L'humérus est la réplique presque exacte de ceux d'*I. (Laphictis) mustelinus* figurés par Helbing (1936, *pl. VI)* et J. Viret (1951, pl. *III)*. La tête humérale est cependant un peu plus en arrière et retombe postérieurement en bec plus aigu. La courbure de la diaphyse est un peu plus forte et l'empreinte deltoïdienne plus accusée. L'épitrochlée est nettement plus large. Comparé à l'humérus du Glouton auquel il ressemble fort, celui d'*I. zibethoides* est un peu plus long et plus droit, et ses extrémités sont moins trapues.

Le radius d'*I. zibethoides* paraît proportionnellement un peu plus court que celui du Glouton, bien que morphologiquement fort voisin. La surface articulaire proximale est la même, la tubérosité bicipitale est située un peu plus bas et séparée de la tubérosité externe par une petite

Source : MNHN, Paris

surface moins en relief. La face postérieure est plus différente. Les deux aires d'insertions du Perforant et du Carré pronateur ne sont pas situées sur un même plan mais forment entre elles un dièdre largement ouvert. L'arête de ce dièdre se prolonge par la crête postéro-externe du radius. Les deux surfaces d'insertions sont aussi légèrement bombées, ce qui n'est pas le cas chez *Gulo*. La rugosité interosseuse est aussi située plus bas que chez le Glouton et la crête d'insertion du Long Supinateur est moins proéminente. Par contre le développement de l'apophyse et la profondeur des gouttières pour les tendons des Extenseurs sont similaires chez les deux animaux. La surface articulaire distale est aussi faiblement crensée, indiquant une même souplesse de mouvement de l'articulation carpienne.

FIG. 44. — *Ischyrictis zibethoides*. — *1)* Humérus gauche (399), extrémité distale : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *2)* Radius droit (422) : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *3)* Premier métacarpien gauche (426) face antérieure ; *4)* Première phalange (443) face antérieure. Grandeur naturelle.

Source : MNHN, Paris

Le cubitus est très proche de celui d'*I. (Laphictis) mustelinus* décrit par Helbing (1936). Notre échantillon le plus complet est cependant plus grêle et plus élancé. Comparé à celui de *Gulo*, il s'en distingue facilement par sa minceur et sa gracilité, son olécrâne beaucoup plus élevé se rapprochant du type de *Cryptoprocta*, sa fosse d'insertion de l'Extenseur oblique du métacarpe plus nette et montant moins haut ; son insertion du Brachial antérieur plus en arrière et sa surface interosseuse plus petite et située plus distalement.

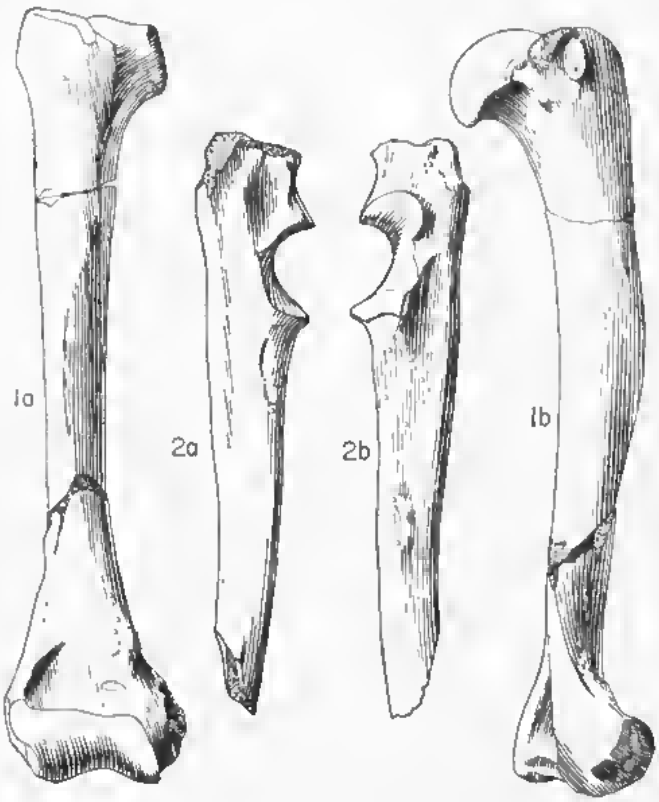


Fig. 45. — *Ischyrictis zibethoides*. — *1)* Humérus droit (418) : a, face antérieure ; b, face externe ; *2)* Cubitus gauche (423) : a, face interne ; b, face externe. Grandeur naturelle × 2/3.

Le pisiforme diffère de celui de *Gulo* par sa moindre longueur, l'épaississement de sa partie moyenne et sa face ventrale plus plate, face sur laquelle l'os peut tenir en équilibre.

Les métapodes sont assez voisins de ceux du Glouton. Certains en ont les exactes proportions. Ils sont tous plus longs et plus grêles que ceux des Mélinés et de *Mellivora*.

Mc 1 a sensiblement la même taille relative que le Mc 1 du Glouton mais, au lieu d'être droit, accuse une forte courbure en arrière. La surface

Source : MNHN, Paris

d'articulation avec le trapèze est plus petite et moins incurvée, permettant un jeu plus réduit avec le carpe. A l'angle postéro-externe de cette surface articulaire et au-dessus de celle-ci se dresse un petit tubercule d'insertion ligamentaire à sommet bien arrondi. Du côté interne la tubérosité sur laquelle s'attache l'Extenseur oblique du métacarpe fait défaut et la surface d'insertion est directement appliquée sur le corps de l'os. La surface articulaire distale n'est pas hémisphérique et aucune gorge ne la sépare de la face antérieure de la diaphyse. Elle est au contraire dans le prolongement de cette face puis échappe vers l'arrière pour ne présenter en *norma facialis* qu'une part très faible de sa superficie. Elle est échancrée du côté interne et plus en forme de voussure que de tonnelet. L'axe de rotation de la première phalange est très oblique. Ces dispositions indiquent un premier doigt réduit et situé en arrière du plan des autres doigts, un peu comme chez *Felis*. L'usage fonctionnel du premier doigt est donc davantage à chercher du côté des digitigrades que du côté des plantigrades.

Mc II présente une surface articulaire proximale plus dissymétrique, plus étroite que chez *Gulo* et creusée d'une gouttière plus profonde. L'articulation latérale avec Mc III et le magnum est une surface unique qui se développe tout le long du bord supérieur de la face externe. Sur la face antérieure, la gouttière pour le tendon du Premier Radial est faible mais nette.

Mc III a une diaphyse plus étroite que chez le Glouton. La surface articulaire supérieure est moins arrondie en voussure et plus étroite. Les surfaces d'articulations latérales, avec Mc II et Mc IV, sont assez semblables. La petite surface d'articulation postérieure avec Mc IV est cependant plus réduite.

Mc IV, dont nous possédons deux échantillons complets, montre une certaine variation dans la largeur de son extrémité proximale. Sa surface supérieure a les proportions de celle de *Gulo* sur l'échantillon isolé et est plus étroite sur celui du squelette presque entier. La surface d'articulation postérieure avec Mc III a disparu sur les deux échantillons. A l'arrière la surface postérieure se termine sur une tubérosité qui descend bien plus bas que chez *Gulo*. La diaphyse est plus grêle que chez cet animal et il existe au côté externe et au haut de la face postérieure une très forte insertion ligamentaire qui est soulevée en tubérosité sur le corps diaphysaire. La surface articulaire avec la première phalange est plus dissymétrique que chez le Glouton.

Le fémur, plus grêle que celui du Glouton, a une tête plus ronde, plus haute et plus détachée du corps de l'os, le col étant plus resserré, un peu comme chez *Meles*. La fosse digitale est plus ouverte et est dominée du côté interne par une petite eminence arrondie mieux individualisée que chez le Glouton et rappelant davantage le Ratel. Le deuxième trochanter est plus bas, plus allongé et moins saillant. Une petite crête plate le réunit à l'éminence précédente, un peu comme chez *Mellivora*. La rugosité servant d'insertion au *Quadratus femoris* descend plus bas que le deuxième trochanter et rejoint la base du premier trochanter en dessinant

Source : MNHN, Paris

une large courbe paraholique qui rappelle plus *Nasua*, *Felis* ou *Martes* que *Gulo*, *Mellivora* ou *Meles*. La diaphyse présente une section identique à celle du Glouton.

L'extrémité distale que nous possédons du tibia, par sa section diaphysaire et le modelé de sa surface articulaire, rappelle plus les *Felis* que le Glouton. La face interne est plate et bien développé. La face antérieure est aussi plate et regarde vers l'extérieur. Le bord interne est très aigu et la face postérieure bombée. Il existe une gouttière bien accusée pour le tendon du Tibial postérieur et, en arrière, une petite surface sur laquelle glisse celui du Chef interne du Perforant. La surface articulaire avec le péroné est basse et allongée horizontalement comme chez *Felis*. Celle pour l'astragale est plus profondément creusée que chez *Gulo*, *Meles* et *Mellivora*.

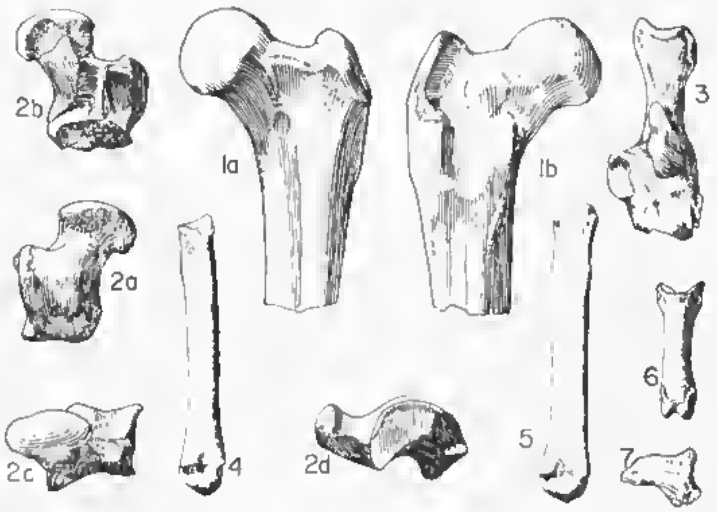


Fig. 46. — *Ischyrictis zibethoides*. — *1)* Fémur gauche (430), extrémité proximale : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *2)* Astragale gauche (405) : a, face supérieure ; b, face inférieure ; c, face antérieure ; d, face externe ; *3)* Calcanéum gauche (406), face supérieure ; *4)* Deuxième métatarsien gauche (435), face antérieure ; *5)* Troisième métatarsien gauche (437), face antérieure ; *6)* Première phalange (414), face antérieure ; 7) Phalange unguéale (448), face latérale. Grandeur naturelle × 2/3.

L'astragale diffère principalement de celui du Glouton par sa poulie articulaire plus profonde et plus étroite. Comme chez *Gulo* le col est large, mince et long, et l'étalement transversal de la tête indique une patte à cinq doigts bien développés. La surface articulaire de cette tête astragalienne est moins haute et moins arrondie que chez *Gulo* mais se prolonge du côté interne par la même petite surface longue et lisse sur laquelle glisse un ligament interne du tarse. A la face inférieure, le sillon astragalien est considérablement plus large. La surface calcanéenne postérieure est plus étroite en avant que chez *Gulo*, et la surface calca-

Source : MNHN, Paris

néenne antérieure est reliée à la surface naviculaire par une ride beaucoup plus étroite que chez le Glouton et le Blaireau. Enfin la facette péronéenne est lisse et se soulève à l'angle antéro-inférieur en une petite apophyse aiguë plus importante que chez ces deux derniers animaux.

Le calcanéum est un os allongé dont les proportions rappellent encore plus le Glouton que tout autre animal moderne. Le *Corpus calcanei* est resserré dans la partie moyenne et la tubérosité postérieure s'élargit dissymétriquement à l'arrière. La gouttière pour le tendon d'Achille est large et la tubérosité interne plus développée que la tubérosité externe. La surface astragalienne postérieure est allongée, un peu plus étroite que chez le Glouton et dessine une double courbure, la seconde étant la moins importante. Le *Sustentaculum tali* est mince comme chez *Gulo* et la surface astragalienne antérieure ne se prolonge pas en avant jusqu'au bord antérieur de l'os. Le tubercule péronéen est brisé sur nos deux échantillons. Sur la face externe, l'insertion de la Chair carrée de Sylvius a laissé une forte empreinte. La surface cuboïdienne est légèrement creuse et arrondie.

Mt I est allongé et bien plus grêle que celui de *Gulo*. La surface articulaire proximale a la même importance mais de part et d'autre se tiennent deux petites crêtes plus longues et plus grêles que chez l'animal actuel. La surface articulaire distale est en boule.

Mt II est un peu plus long et grêle que le métatarsien correspondant de *Gulo*. La facette supérieure est plus étroite et se relève un peu plus du côté externe. Les surfaces articulaires latérales sont identiques à celles du Glouton. La diaphyse par contre n'a pas la section régulière et symétrique de ce Mustélidé, mais s'amincit du côté interne de façon à présenter une face postérieure plate et légèrement orientée vers l'intérieur. La surface articulaire distale de Mt II est plus étroite que celle du Glouton, et se présente en boule sur la face antérieure.

Mt III est grêle, allongé et très droit. Sa section est moins aplatie que chez *Gulo* ; la face antérieure est plus bombée et la face postérieure plus dissymétrique. Les surfaces d'insertions ligamentaires, à la partie supérieure des deux faces latérales, descendent aussi plus bas. La tête articulaire distale est enfin légèrement moins en tonnelet que chez *Gulo*.

Mt IV est moins large et au corps diaphysaire plus grêle que *Gulo*. La surface articulaire supérieure accuse une plus forte courbure et est plus étroite. La surface articulaire avec Mt III est identique, celles pour Mt V comparables, quoique plus étroites et plus allongées en hauteur. L'extrémité distale est plus large que la diaphyse et la surface articulaire distale est semblable à celle de Mt III.

Mt V est plus court que le métapode précédent, plus grêle aussi. Les surfaces articulaires avec ce Mt IV sont nettement séparées, la postérieure isolée sur un petit tubercule. La facette articulaire avec le cuboïde est très réduite. Au-dessus émerge une tubérosité postérieure large et haute, comme chez *Felis* et *Meles*. Sur la face postérieure de cette tubérosité se trouve, du côté interne, une large surface lisse destinée à recevoir, comme chez *Gulo*, un petit os sésamoïde.

Source : MNHN, Paris

Les premières phalanges sont plus grêles et plus allongées que chez le Glouton. Les quatre premières phalanges conservées du même sujet montrent des différences de taille plus importantes que chez *Gulo*, ce qui confirme l'idée de doigts extrêmes relativement plus courts que les doigts médians. Ces premières phalanges sont identiques à celles de *Gulo*, les extrémités distales étant cependant plus étroites.

Les phalangines sont par contre plus courtes que chez le Glouton. Elles sont très aplaties dorso-ventralement et rappellent celles du Blaireau.

Les phalanges unguéales sont étroites, minces, non rétractiles et beaucoup moins longues que celles de *Meles* et *Gulo*.

Biologie. — *Ischyrictis zibethoides* est un grand Mustélidé assez comparable au Glouton actuel, mais d'allure plus mustéline. Son ossature plus grêle et plus légère indique en effet un corps aux proportions moins massives. La profondeur de la poulie astragalienne et la réduction de longueur des doigts extrêmes par rapport aux doigts médians montrent qu'*I. zibethoides* avait déjà réalisé une semi-plantigradie.

Martes (**Sansanictis**) **sansaniensis** Lartet

(Pl. IX, fig. 5 à 7, pl. X)

Mustela genettoides Blainville (1811, p. 76, *pl. XIV*),
Hydrocyon sansaniensis Lartet 1851.
Mustela hydrocyon Lartet. Gervais (1853, p. 118 ; 1859, p. 268, *pl. XXIII, fig. 2*).
Trochictis hydrocyon Gervais. Filhol (1891, p. 85, *pl. V, fig.* 19, 20, 21).
Trochictis gaudryi Filhol (1891, p. 91, *fig.* 1 et 2).
Viverra macrorhyncha Filhol (1891, p. 123, *pl. V, fig.* 15-16).
Mustela genettoides Blainville. Filhol (1891, p. 97).
Ischyrictis (Laphictis) mustelinus Viret (pro parte) (1951, p. 50).

755. — Mandibule avec P_4-M_1. Type, Fig. Gervais (1859, *pl. XXIII, fig.* 2) Filhol (1891, *pl. V, fig.* 19 à 21). Long. P_1-M_1 : 21,3 mm ; Long. M_1 : 13,1 mm.

756. — Plaque d'argile violette portant les deux mandibules intactes du même individu. Mandibule droite avec P_2-M_1 ; mandibule gauche avec C, P_2-M_1 ; I_1 et M_2 gauches isolées. Long. P_4-M_1 ; 28,8 mm ; long. M_1 : 13,3 mm.

757. — Mandibule avec P_2-M_1. Type de *Trochitis Gaudryi* Filhol (1891, p. 92, fig. 1 et 2). Long. M_1 : 12 mm.

758. — Mandibule avec P_2-M_1. Long. P_4-M_1 : 20,1 mm ; long M_1 : 12,4 mm.

760. — Mandibule avec C brisée, P_2-M_1. Long. P_4-M_1 : 20,2 mm ; long. M_1 : 11,7 mm.

761. — Mandibule droite avec C-M_1, mandibule gauche avec C-P_2, P_4-M_2, I_1 gauche et droite isolées ; P^{1-2-3} droites, I^3, C supérieure brisée, P^1, P^2 gauches, fragment de maxillaire gauche avec P^{3-4}, M^2 gauche brisée, fragment de calotte crânienne, atlas brisé et deux phalangines du même sujet Long M_1 : 12,3 mm ; long. P^4 : 11 mm.

762. — Mandibule droite avec P_2 brisée, P_3, P_4, M_1. Long. P_2-M_1 32 mm ; long. M_1 11,3 mm.

Source : MNHN, Paris

763. — Fragment de mandibule avec P_1-P_4. Type de *Viverra macrorhyncha*. Fig. Filhol (1891, *pl. V, fig.* 15-16).
764. — Fragment de mandibule avec P_2-P_3. Type de *Mustela genettoides*. Fig. Blainville *(g. Mustela, pl. XIV)*.
765. — Fragment de mandibule édentée. Type de *Mustela genettoides*. Fig. Blainville *(g. Mustela, pl. XIV)*.
766. — Troisième incisive supérieure droite.
767. — Canine supérieure gauche.
768. — Première tuberculeuse supérieure gauche.
769. — Humérus complet (long. 107,2 mm ; diam. sagittal de l'extrémité proximale : 22 mm, largeur max. extrémité distale : 24 mm), extrémité proximale de cubitus, Mt III complet (long. 42,6 mm) et première phalange complète d'un même sujet.
770. — Mc II, long. 27,2 mm.
771. — Tibia droit, extrémité distale.
772. — Mc I brisé.
773. — Mt II, long. 40,1 mm.
774. — Mt IV brisé.

D'autres restes squelettiques de Martinés, d'une taille un peu plus petite, et parfois de morphologie un peu différente, doivent recouvrir les petits sujets de *Martes (Sansanictis) sansanictis* et vraisemblablement aussi ceux d'une autre espèce, un peu plus petite. Je les énumère ici :

825. — Humérus, moitié proximale. Diam. sagittal extrémité proximale : 18,6 mm.
826. — Radius, extrémité distale.
827. — Cubitus, extrémité proximale.
828. — Mt I, long. 28,7 mm.
829. — Première phalange. Les cinq dernières pièces proviennent très vraisemblablement du même sujet.
830-831. — Humérus, extrémités proximales. Diam. sagittal : 15,1 mm ; 16,3 mm.
832. — Humérus, moitié proximale. Diam. sagittal tête : 15,9 mm. Le trochin est ici particulièrement développé, l'empreinte deltoïdienne courte et en fort relief. La tête est aussi plus étroite. Appartiendrait à quelque *Martes muncki*.
833. — Humérus, moitié distale. Plus grande largeur : 20,4 mm. Il diffère assez nettement de l'humérus de *Martes (Sansanictis) sansaniensis* pour reproduire exactement celui des *Martes* actuels.
834. — Cubitus, fragment d'extrémité proximale.
835. — Fémur, moitié distale.
836. — Tibia, extrémité proximale.
837. — Tibia, extrémité distale.
838. — Astragale, long. 16,2 mm.
839. — Calcanéum, long. 26,2 mm.
840-841. — Mt III brisés.

Lartet a désigné sous le nom d'*Hydrocyon sansaniensis* un carnassier de petite taille dont « les dents caractéristiques ont quelque chose d'intermédiaire entre le Chien et la Loutre ». La mandibule sur laquelle repose cette description fut figurée par Gervais (1859) qui en fit une *Mustela*, puis par Filhol (1891) qui la rangea chez *Trochictis*. Depéret (1891) désigna sous la même dénomination de *Trochictis hydrocyon* une mandi-

Source : MNHN, Paris

bule de La Grive Saint-Alban que J. Viret (1833) détermina ensuite comme *Laphictis mustelinus*, avant de préciser (1951) que le Carnassier de Sansan était aussi un *Ischyrictis (Laphictis) mustelinus*, et qu'il était préférable d'abandonner au profit de celui d'*Ischyrictis (Laphictis)* le vieux nom de Lartet trop souvent utilisé à la place de *Trochictis* et pouvant prêter à confusion.

De fait, c'est bien plus du côté de *Laphictis* que de celui de *Trochictis* que se situe l'animal de Sansan, mais il s'agit de toute autre chose que d'un *Ischyrictis (Laphictis) mustelinus* dont il se distingue par sa carnassière inférieure pourvue d'un talonide non échancré à l'arrière du côté lingual, donc comme chez les Martres, et par ses tuberculeuses. *Hydrocyon* ayant été par ailleurs employé par Cuvier dès 1820 pour désigner un Téléostéen des fleuves tropicaux d'Afrique, je propose d'appeler *Sansanictis* (sub. genus nov.) le petit Mustelidé de Sansan.

Diagnose. — Mustélidé voisin de *Martes*, à prémolaires inférieures plus hautes et piquantes, à M_1 présentant un trigonide moins allongé, un métaconide plus fort et plus élevé, une bordure extérieure du talonide bien développée et une bordure interne réduite, M_2 allongée, avec bord antérieur rectiligne relevé, métaconide et protoconide importants, talonide réduit et triangulaire, P_4 à talon interne petit comme chez les Martres modernes, M^1 étroite dans le sens antéro-postérieur et M^2 considérablement développée, à partie linguale échancrée postérieurement et en forme de gouttière à axe transversal.

La taille de *Martes (Sansanictis) sansaniensis* est comprise entre celle de *Laphictis mustelinus* et celle de *Martes filholi*, comme l'indiquent les mesures extrêmes des carnassières inférieures :

Laphictis mustelinus : 13,5 à 16 mm.,
Martes (Sansanictis) sansaniensis : 11 à 13,3 mm.,
Martes filholi 9 à 11,5 mm..

Mandibule. — La mandibule est très voisine de celle des Martres. Elle est longue et peu haute, la symphyse est fuyante et, à la différence d'*Ischyrictis (Laphictis) mustelinus*, le trou mentonnier antérieur est plus important que le trou mentonnier postérieur.

La branche montante est plus large que chez la Martre. La fosse massétérine profonde est fermée à l'avant comme chez la Loutre et n'atteint pas le niveau de la tuberculeuse. Le condyle articulaire est un peu moins allongé que chez la Martre, mais prend la même direction oblique vers le bas et en avant du côté interne. Cette direction identique du condyle indique une même ouverture des deux mandibules. Enfin l'apophyse angulaire est fine, allongée en arrière et supporte des insertions pour le Ptérygoïde interne et le Masséter antérieur identiques à celles de *Martes*.

Denture inférieure. — L'espace réservé pour les incisives entre la canine inférieure et le bord symphysaire est aussi étroit que chez *Martes foina*. Les trois alvéoles sont sensiblement d'égale importance, la première étant cependant un peu plus étroite et moins ronde. Les alvéoles de I_1 et I_3 sont à même hauteur sur le bord antérieur, tandis que celle pour I_2 est

Source : MNHN, Paris

en retrait, I_3 est semblable à la dent correspondante des Martres modernes.

La canine inférieure est plus longue et légèrement moins recourbée que celle des Martres. Les carènes y ont la même disposition et la même importance ; la carène antéro-interne est forte et se poursuit en arrière le long du bord interne de la couronne par un cingulum aigu ; la carène postérieure est peu marquée. Sur la face externe un profond guillochage marque l'émail jusqu'à former, sur les grands échantillons, de véritables sillons longitudinaux.

Les prémolaires sont hautes et pointues. P_1 est très petite, uniradiculée et présente une pointe aiguë, une face externe bombée et une face interne plus large et renflée à la base. P_2 et P_3 sont hautes et dressées verticalement ; leur bord antérieur est abrupt, leur bord postérieur moins pointu ; la pointe est au niveau du bord arrière de la racine antérieure. Un petit cingulum postérieur se soulève en amorce de talonide sur P_3. P_4 est haute, forte et possède une pointe accessoire plus ou moins développée selon les échantillons. Il existe un cingulum antérieur et un cingulum postérieur.

M_1 présente un trigonide plus allongé que celui de *Martes filholi* et se rapproche plus des Martres modernes. Le métaconide est beaucoup mieux détaché des pentes postérieures du protoconide que chez *Laphictis mustelinus*. Il existe entre ces deux pointes une vallée postérieure aux versants symétriques, qui n'existe pas chez *Laphictis mustelinus*. Le flanc interne du protoconide est aussi moins bombé que chez *L. mustelinus*. Le talonide diffère aussi de celui des *Ischyrictis*. Il est plus allongé et non échancré à l'angle postéro-interne, mais donne en vue supérieure un contour rectangulaire comme celui des Martres actuelles. L'hypoconulide très externe est toujours suivi d'un petit hypoconulide qui n'est autre que l'extrémité du cingulum basal formant en arrière et du côté lingual le talonide en un petit bourrelet très mince comme chez *Martes foina*. Ce cingulum, important et aigu à l'arrière du talonide, est plus effacé du côté interne.

M_2 est assez particulière et beaucoup plus large à l'avant qu'à l'arrière, rappelant la tuberculeuse inférieure de *Trocharion albanense*. Elle est formée d'un trigonide de plan quadrangulaire et d'un petit talonide en triangle. Le protoconide est légèrement en avant du métaconide et a sensiblement la même importance. En avant de ces deux pointes s'étend une surface creuse à axe transversal qui se relève à l'avant et se termine en un petit bourrelet très mince. Ce bourrelet se soulève du côté externe en une petite pointe qui représente le paraconide et s'incurve du côté interne en une courbe plus large pour atteindre le pied du métaconide. Le talonide est très réduit, l'hypoconide aigu et allongé, séparé par un petit col d'un hypoconulide formé par la terminaison du cingulum interne. Ce cingulum rejoint selon une ligne droite le métaconide à l'angle postéro-externe de la dent.

Denture supérieure. — I^3 est comme chez les Martres, forte, pointue, recourbée en arrière. La carène latérale est très forte et le cingulum basal postérieur bien marqué.

Source : MNHN, Paris

La canine supérieure montre une pointe aiguë, une faible courbure et deux carènes se poursuivant jusqu'à la pointe. La carène antérieure est particulièrement forte et soulevée au-dessus d'un profond sillon.

Les prémolaires supérieures, comme chez les Martres, n'ont subi aucune régression. P^1 est encore fonctionnelle avec une pointe aiguë et recourbée en arrière, une face externe bombée et une face interne à cingulum basal. Deux carènes sont nettement indiquées, l'une en avant, l'autre en arrière de la pointe. P^2 est haute, pointue, plus étendue à l'arrière qu'à l'avant. Elle possède une amorce de talon postérieur. P^3 est plus grande et est élargie à l'arrière du côté jugal. Un léger cingulum cerne toute la dent et s'exagère à l'arrière en petit talon.

La carnassière supérieure se distingue de celle des Martres modernes par un évasement de son angle antéro-externe qui se termine sur le bord du cingulum externe par un petit rebroussement parastylique. Du sommet du paracône descendent deux minces carènes en légers reliefs, l'une gagnant l'angle antéro-externe, l'autre le talon interne. Ce talon est brisé sur notre unique échantillon mais sa position très antérieure et le resserrement de son col suffisent à le distinguer de celui de *Martes filholi* et le rapproche de *Martes muncki* et des Martres modernes.

La première tuberculeuse supérieure est très allongée dans le sens transversal, mais reste beaucoup moins longue que celle des Martres modernes. Comme chez celles-ci, le métacône est réduit et il existe un renflement basal externe au niveau du paracône. Le protocône occupe la même position très antérieure et forme avec le paraconule une crête sur laquelle ce dernier tubercule est à peine différencié. Il existe un petit métastyle au niveau du métacône. Enfin, le cingulum basal est épais et relevé du côté lingual, comme chez nos Martres, mais s'évase moins dans le sens antéro-postérieur.

En arrière se trouvait une seconde tuberculeuse très développée et sans équivalent chez les Mustélidés connus jusqu'à ce jour. Cette curieuse dent est légèrement resserrée en son milieu. La partie interne est formée d'un vaste sillon d'axe transversal et non fermé du côté lingual. Le versant antérieur de ce sillon, plus large que le versant postérieur, est un grand pan incliné. Le bord postérieur est aigu et rectiligne. Le bord lingual est très oblique, à peu près à 45° de l'axe du sillon transversal. Ce sillon coiffe parfaitement bien la ligne de crête protoconide-métaconide de la tuberculeuse inférieure.

Humérus. — A la taille et à la force près, c'est l'humérus de la Fouine. La tête cependant, moins sphérique, se termine à l'arrière en un bec recourbé. Le grand trochanter, très peu saillant, est moins haut que le sommet de la tête. Le petit trochanter est plus marqué. La gouttière bicipitale est large et peu profonde, l'empreinte deltoïdienne en faible saillie descend en s'amincissant jusque vers le milieu de la diaphyse. Sous la retombée postérieure de la tête articulaire la partie supérieure de la diaphyse est creusée beaucoup plus profondément que chez la Martre de part et d'autre d'un bord postérieur mieux individualisé. La diaphyse

Source : MNHN, Paris

est un peu plus arquée que chez l'espèce actuelle. A la partie inférieure, la dépression olécranienne est allongée transversalement, assez profonde et divisée en deux fossettes, une supérieure très grande et une latérale plus réduite. Ces deux fosses sont séparées par une crête qui part en remontant vers l'intérieur de l'angle supérieur interne de la surface articulaire. Au-dessus de la fosse olécranienne apparaît une petite dépression en fossette

FIG. 47. — *Martes (Sansanietis) sansaniensis*. — *1)* Humérus droit (769) ; a, face antérieure ; b, face postérieure ; *2)* Cubitus droit (769), extrémité proximale : a, face externe ; b, face interne ; c, face antérieure ; d, face postérieure ; *3)* Tibia droit (771), moitié distale, face antérieure ; *4)* Troisième métatarsien droit (769), face antérieure. Grandeur naturelle.

au pied de l'empreinte du Petit Anconé. Cette fossette est un peu plus réduite que chez la Martre. L'arcade entépicondylienne est grêle et plus arquée que chez cette dernière. La *Crista supinatoria* est plus large, plus simple et plus amincie. La surface articulaire distale montre un condyle

Source : MNHN, Paris

plus bombé et une trochlée légèrement plus profonde. L'épitrochlée est plus volumineuse et s'élargit au niveau de l'attache de l'arcade entépicondylienne.

La différence la plus importante réside donc dans le grand développement de la *Crista supinatoria*, sur laquelle s'insèrent le Long supinateur et l'Extenseur antérieur du métacarpe. Quelques autres insertions musculaires sont aussi plus marquées.

L'humérus de *Martes filholi* figuré par J. Viret (1951, *pl. IV, fig.* 2 et 3) est bien différent.

Cubitus. — L'extrémité supérieure conservée est grêle et élancée. L'olécrâne est plus mince, plus haut que chez la Martre et relevé en avant. La gouttière pour le tendon du Loug Anconé est plus étroite et dissymétrique, l'apophyse antéro-antérieure étant considérablement plus développée en hauteur, un peu comme chez le Blaireau.

Sur la face externe l'insertion de l'Extenseur oblique du métacarpe est logée dans une fosse profonde et remontant très haut comme chez *Procyon*. L'apophyse sigmoïde est plus longue que chez *Martes* et *Meles*. Sur la face interne l'insertion du Brachial antérieur présente la même disposition que chez ces deux animaux.

Métacarpien. — Mc II est robuste et légèrement arqué. La surface articulaire supérieure est moins incurvée mais elle surplombe et encapuchonne mieux Mc III que chez la Martre.

Tibia. — L'extrémité distale du tibia conservée est très mustéline par sa facette articulaire mollement ondulée et ses gouttières latérales pour les tendons du Tibial postérieur et du Chef interne du Perforant délimitées par deux simples tubercules minces et allongés. La face postérieure est plus bombée que chez la Martre et la face latérale externe plus plate. La facette péronéenne est plus développée dans le sens transversal.

Métatarsiens. — Mt I, Mt III et Mt IV sont identiques à ceux des Martres actuelles.

Proputorius sansaniensis Filhol

(Pl. VIII, fig. 7 *à* 9*)*

Proputorius sansaniensis Filhol (1891, p. 112, *pl. V, fig.* 1-3).
Mustela larteti Filhol (1891, p. 107, *pl. V, fig.* 1-6).
Proputorius sansaniensis var. *crassa* Filhol (1891, p. 116).

776. — Mandibule avec C et P_3 brisées, P_4-M_1. Long. M_1 : 10 mm. Type.
777. — Mandibule avec C P_3-M_1. Long. M_1 : 8,7 mm.

Source : MNHN, Paris

778. — Mandibule avec P_2-M_1. Long. M_1 : 7,9 mm. Type de *Mustela lartleti* Filhol. Fig. Filhol (1891, *pl. V, fig.* 1-6).
779. — Mandibule avec P_3-M_2. Long. M_1 : 9,2 mm.
780. — Humérus, extrémité distale.
781-782. — Cubitus brisés.
783. — Astragale. Long. : 9,8 mm.
784. — Calcanéum. Long. : 10,9 mm.
785. — Mt III. Long. : 25,1 mm.

Le genre *Propalorius* est caractérisé par sa petite taille, sa dentition piquante, la perte de P_1, la simplicité de ses prémolaires et l'allongement de sa carnassière inférieure dont le talonide creux est bordé entièrement par un petit bourrelet tranchant au dessin elliptique d'où l'hypoconide émerge seul en petite saillie allongée.

La mandibule est basse et longue, amincie en avant ; le bord inférieur dessine une courbe régulière comme chez *Mustela*. La fosse massétérine est aussi profonde que chez la Fouine et les trous mentonniers sont assez nombreux.

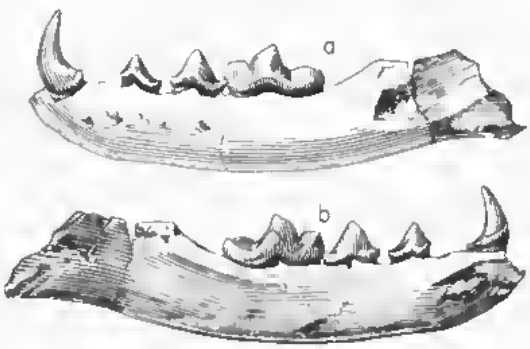


FIG. 18. — *Propalorius sansanicnsis*. — Mandibule gauche (777) ; a, face externe ; b, face interne. Grandeur naturelle × 3/2.

Les alvéoles des incisives ont la même disposition que chez *Mustela*.

La canine diffère de celle de la Fouine par plus de finesse et de piquant. La carène et le cingulum internes y sont aussi plus saillants.

Les prémolaires sont séparées par de légers diastèmes. P_2, quoique très réduite, est biradiculée. P_2 et P_3 sont marquées en avant et en arrière par un petit bourrelet relevé en pointe. Le sommet de P_2 est plus projeté en avant. Sur les trois prémolaires la pointe, plus externe que chez la Fouine et la Martre, est légèrement recourbée vers l'intérieur. La partie postéro-linguale de ces trois prémolaires s'élargit et s'excave. P_4 ne porte pas trace de deutéroconide et esquisse un profil triangulaire.

M_1 est longue et peu élevée. Les pointes sont très piquantes. Le paraconide est allongé et aminci à l'arrière. Le métaconide est bien développé comme chez les Martres miocènes, et bien détaché du protoconide ; une vallée très creuse le sépare de celui-ci du côté talonidien. Le talonide est

Source : MNHN, Paris

creux, allongé et de contour elliptique. Le bourrelet interne, à crête très aiguë, rejoint en arrière un hypoconide coupant et peu élevé.

M_2 est ronde et occupée principalement par un protoconide subcentral et pointu. On devine l'hypoconide. Le bourrelet talonidien interne se prolonge en avant pour cerner entièrement la couronne de la dent. Il devait exister sur cette crête circumdentaire, mais la dent est usée à cet endroit, un petit renflement correspondant au métaconide.

Variations individuelles. — La mandibule sur laquelle Filhol a créé *Mustela lartleti* diffère bien peu des échantillons reconnus de *Propulorius sansaniensis*. La taille est un peu plus petite et les dents, tant les prémolaires que la carnassière, sont moins allongées dans le sens antéro-postérieur. Les prémolaires paraissent ainsi plus larges et dressées plus verticalement, tandis que la carnassière au trigonide plus court ressemble à une carnassière de Martre. Le métaconide est aussi un peu plus réduit chez *Mustela lartleti*.

Mais sur les différents échantillons de *Propulorius sansaniensis*, les prémolaires présentent une certaine variation dans la taille et l'épaisseur, tandis que la réduction en largeur du paraconide de M_1 est moins accentuée sur le type que sur les deux autres représentants de *Propulorius sansaniensis*. Aussi je considère que ces quatre mandibules appartiennent à la même espèce, dans laquelle les grands échantillons présentent peut-être des caractères plus évolués, avec des prémolaires plus dissymétriques et un allongement plus accentué de la carnassière.

Rapports et différences. — Filhol a rapproché *Propulorius* de la Moufette. Comme chez celle-ci en effet *Propulorius* n'a que trois prémolaires inférieures, qui sont simples, de profil sensiblement triangulaire et se relevant en un petit cingulum à l'avant comme à l'arrière ; le talonide de M_1 de *Propulorius* est aussi plus allongé que chez les Martres et sa canine, plus aiguë, se rapproche assez de celle de *Mephitis*.

Cependant ces ressemblances sont faibles en regard des différences qui séparent *Propulorius* des Méphitinés et il faut attendre pour préciser d'éventuelles affinités de connaître la dentition supérieure de *Propulorius*. On peut dire seulement aujourd'hui, d'après la mandibule, que *Propulorius* est un Mustéliné à tendances méphitines.

Les espèces de *Propulorius* sont peu nombreuses. Les prémolaires triangulaires, aiguës et le talonide elliptique et creux de la M_1 se retrouvent chez *Martes pusilla* de La Grive Saint-Alban, dont je ferais volontiers un *Propulorius*.

Propulorius minimus du Pontien de Chine semble un peu plus petit que l'espèce de Sansan, la pièce unique figurée par Zdansky (1924, *pl. IV, fig. 6*) étant de la taille du plus petit échantillon de *Pr. sansaniensis*. Le talonide de M_1 est un peu plus court et P_2 est moins réduit sur l'espèce asiatique que sur l'espèce française. Donc, ainsi que Zdansky l'a déjà souligné, ces deux *Propulorius* sont placés sur deux rameaux différents.

Enfin S. Schaub a montré en 1949 que le *Propulorius olivolanus* du Villafranchien toscan était en fait un *Pannonictis ardea*. L'autre espèce

Source : MNHN, Paris

créée par Martelli, *Propulorius nestii* est sans doute aussi à revoir. Sa grande taille incite déjà à être circonspect quant à son appartenance au genre *Propulorius*.

Squelette. — L'humérus est semblable à celui de *Martes foina*. Le foramen entépicondylien est seulement un peu plus bas et, à son niveau, la face interne recoupe la face antérieure selon un angle vif. La fosse suscondylienne est un peu moins profonde aussi.

Le cubitus est un os grêle. L'olécrâne est plus haut et présente une torsion moins accentuée que chez *Mustela*. La grande cavité sigmoïde est aussi moins évasée intérieurement que chez l'animal moderne.

L'astragale est identique à celui de la Fouine et de l'Hermine : trochlée peu profonde, col très allongé et projeté du côté interne, tête élargie transversalement, surface calcanéenne antérieure prolongée jusqu'au milieu du col et non reliée à la surface naviculaire.

Le calcanéum se rapproche davantage de celui de l'Hermine que de celui de la Martre. En effet la surface astragalienne postérieure d'une seule courbure à grand rayon est située un peu plus en avant que chez *Martes* et le tubercule peronéen est plus discret que dans ce dernier genre.

Mt III est identique à celui des Martres.

Mustéliné gen. sp. indét.

(Pl. XI, fig. 1)

« *Gulo* » de Sansan (étiquette manuscrite)

759. — Mandibule droite avec P_3-P_4 et M_1 privé de son trigonide.

Je décris ici une pièce que je n'ai pu rattacher à aucun genre connu et qui est trop incomplète pour servir de type.

La mandibule est épaisse et plus courte que celle des *Martes*. Sa face externe est bombée et la fosse massétérine profonde. L'empreinte de l'Occipito-mandibulaire est particulièrement forte.

Les prémolaires sont au nombre de quatre. La première est uniradiculée et occupe un très court espace entre C et P_2. P_3 et P_4 sont épaisses, courtes et pointues, de profil triangulaire. Elles ne sont pas élancées comme celles de *Martes*, *Sansanictis* ou *Trochictis* mais plus larges, plus basses et plus épaisses, rappelant un peu celles de *Gulo*. Il existe un petit cingulum postérieur et, sur P_4, un deutéroconide mal différencié.

La carnassière est brisée mais sa racine antérieure courte indique un trigonide moins allongé que chez les *Martes*. Le talonide très peu élevé est formé d'un hypoconide bas, d'un plateau interne peu incliné et d'une bordure interne beaucoup moins importante que chez *T. rochictis* mais qui se poursuit en arrière jusqu'à fermer le talonide.

M_2 n'est connue que par son alvéole.

Source : MNHN, Paris

Sous-famille des Melinae

Taxodon sansaniensis Lartet

(Pl. XI, fig. 2 à 9)

Taxodon sansaniensis Lartet (1851, p. 15).
Viverra incerta Lartet (1851, p. 18).
Mustela taxodon Gervais (1852, p. 118, 1859, p. 219, *pl. XXIII, fig.* 1).
Trochictis taxodon Gervais. Schlosser (1887, p. 127).
Trochictis taxodon Gervais. Filhol (1891, p. 88, *pl. V, fig.* 14-15).
Viverra incerta Lartet. Filhol (1891, p. 121, *pl. V, fig.* 18 et 22).
Taxodon sansaniensis, Lartet, Viret (1950, p. 285).

787. — Mandibule avec P_2-M_1. Long. M_1 : 10,8 mm. Type. Fig. Gervais (1859, *pl. XXIII, fig.* 1), Filhol (1891, *pl. V, fig.* 14-15.)
788. — Mandibule avec P_3 brisée. Type de *Viverra incerta*. Fig. Filhol (1891, *pl. V, fig.* 18 et 22).
789. — Canine supérieure gauche.
790. — Humérus, partie diaphysaire.
791. — Radius privé de son extrémité distale.
792. — Cubitus, moitié distale. Même sujet que le précédent.
793. — Calcanéum. Long. : 24,9 mm.

Comme J. Viret l'a souligné en 1951, *Taxodon sansaniensis* est un Méliné vrai qu'on ne doit pas confondre avec les *Trochictis*, ainsi que l'ont fait Schlosser et Filhol. L'os mandibulaire est en effet plus court et plus haut chez *Taxodon*, les prémolaires sont plus grêles et élargies à l'arrière, la carnassière montre un talonide plus large et plus évasé à l'angle postéro-interne, tandis que le bord interne est divisé en de nombreux tubercules. Cette carnassière est typiquement méline, à l'encontre de celle de *Trochictis* dont la bordure interne du talonide n'a subi aucune division.

La mandibule type possède encore les alvéoles pour ses trois incisives — celles de I_2 étant plus importante et en retrait — pour une canine peu épaisse et pour une P_1 uniradiculée. Les autres prémolaires, qui sont conservées, ont une pointe principale grêle et dressée verticalement. Elles s'élargissent en arrière du côté interne, de telle sorte que la petite crête qui descend de la pointe vers l'arrière n'est pas médiane mais plutôt externe. Le bord antérieur est plus abrupt que chez *Trochictis* et possède une petite carène qui, sur P_3 et P_4 tombe de la pointe sur un petit cingulum aigu sans doute plus marqué sur le type que sur l'échantillon du

Source : MNHN, Paris

Muséum de Lyon décrit par Viret en 1951. Le cingulum postérieur, relevé en petite taloniде, s'élargit du côté interne et remonte le long de l'arête postéro-interne du cône formé par la pointe, tel un métaconide vestigial qui se serait fondu au flanc du protoconide et qui ne serait plus visible qu'à un léger renflement en forme de bourrelet allongé.

Sur la carnassière, le paraconide est aussi un peu plus court que chez les *Trochictis* et n'est pas resserré à l'arrière du côté lingual. Le talonide est nettement plus massif, plus creux et n'est pas échancré à l'angle postéro-lingual. Sa bordure est divisée en nombreux tubercules subégaux : trois tubercules internes, deux externes et un postérieur. L'hypoconide est allongé et à peine plus élevé que le petit hypoconulide qui le suit, comme chez le Blaireau. Sur le bord interne, l'entoconide est plus indépendant que les deux cuspides qui le suivent, du moins sur l'échantillon type. Une alvéole laisse prévoir une tuberculeuse uniradiculée.

La canine supérieure que je rapporte à *Taxodon sansaniensis* est petite, aigüe et aplatie latéralement. La face interne est presque plate et la carène antéro-interne est l'exacte réplique de celle de *Meles taxus* ; elle est émoussée et oblique par rapport à l'axe de la dent. Elle ne se prolonge pas vers la pointe au-delà de la moitié de la longueur de la couronne.

Hürzeler, lors de fouilles faites à Sansan en 1938 et 1955, a rapporté parmi les restes de petits Carnivores quatre premières molaires inférieures de *Taxodon sansaniensis*, une étant encore en place sur un fragment de mandibule. Quelques débris de dents supérieures de Méliné de taille correspondante se trouvant résulter des mêmes fouilles, je les attribue à la même espèce pour des raisons de statistique. La P^4 est courte et présente un paracône important et couché en arrière comme chez *Meles* et *Trocharion*. Par contre le métacône, quoique beaucoup plus bas, est plus développé que chez ces genres. Une petite crête en relief relie le sommet du protocône au parastyle antéro-externe qui se relève en une petite pointe faible. Le talon interne est brisé mais était moins important que chez *Trocharion* et *Meles* ; il se relie à la muraille interne, ou tranchant de la dent, à un niveau légèrement antérieur au repli qui sépare le paracône du métacône.

La première tuberculeuse est représentée par deux échantillons (Sa 643 et 5353 du Muséum de Bâle). Comme chez les Mélinés récents, cette dent prend une importance considérable. Elle est cependant moins allongée que celle de *Meles*, *Melodon* ou *Parataxidea* et demeure plus large que longue. Les reliefs internes sont moins accusés aussi. Le protocône est bas, allongé et relié au protoconule par une crête en croissant sur laquelle ces deux tubercules n'émergent que comme deux petits sommets pointus. Il n'y a pas d'hypocône et cette crête, partant de la base antérieure du paracône, se dirige en arrière vers le métastyle, tubercule accessoire bien individualisé et beaucoup plus petit que le métacône au pied duquel il se trouve. Sur un échantillon la crête n'atteint pas ce métastyle. Sur l'autre, beaucoup plus frais, elle s'abaisse rapidement en arrière du protocône mais atteint cependant la base du métastyle. Le

Source : MNHN, Paris

cingulum interne est largement développé et s'étend un peu en arrière du niveau du métastyle.

Je rapproche de *Taxodon sansaniensis* la mandibule édentée sur laquelle Lartet et Filhol ont établi *Viverra incerta*. Cette mandibule épaisse, aux prémolaires larges et courtes, ne saurait appartenir à un Viverridé. Elle a la taille de *Taxodon sansaniensis* et les dents ont entre elles les mêmes longueurs relatives. De plus la partie postérieure de P_3, qui est encore conservée, présente les caractéristiques de la P_3 de *Taxodon sansaniensis*. Elle s'en distingue seulement par son plus grand diamètre transversal qui se trouve à un niveau un peu plus antérieur que chez *Taxodon sansaniensis*, le talon se resserrant légèrement en arrière du côté interne. Mais ce caractère se retrouve sur la P_4 de *Taxodon sansaniensis* et ne suffit pas à différencier les deux P_3. Le bord inférieur de la mandibule présente d'autre part la même courbure chez *Taxodon sansaniensis* et *Viverra incerta*. L'insertion pour l'Occipito-mandibulaire est aussi considérablement développée sur les deux échantillons. La mandibule de *Viverra incerta* est plus complète à l'arrière et ne présente pas, sur son bord inférieur, de courbe en sens inverse. Ce caractère est étranger aux *Meles* mais se retrouve sur *Plesiomeles cajali* du Vallésien d'Espagne qui appartient justement au même rameau que *Taxodon sansaniensis* (Viret et Crusafont-Pairo, 1955). La fosse massétérine se termine à l'avant en un large cirque peu profond mais au bord net et aigu, à l'encontre de celle de *Plesiomeles*. Ainsi les différences sont bien faibles entre les deux pièces de Sansan et il est juste de les ranger dans la même espèce.

Squelette. — Le fragment diaphysaire d'humérus rapporté à *Taxodon sansaniensis* ressemble fort à celui de *Trochotherium cyamoides* figuré par Helbing (1936, *pl. II, fig. 5)* Il a tous les caractères des Mélinés. L'empreinte deltoïdienne très forte et carénée sur les bords descend très bas. La diaphyse se creuse à peine au-dessus d'une assez importante *Crista supinatoria*. Sur la face postérieure l'insertion du Petit Anconé est très forte, légèrement en creux et marque la surface de l'os d'un guillochage serré. L'insertion pour le Grand Rond est enfin très antérieure.

L'extrémité distale du cubitus montre, comme chez le Blaireau, une fosse pour l'insertion de l'Extenseur oblique du métacarpe sur la face externe et, sur la face interne, une facette d'insertion large et très peu élevée pour le Carré Pronateur. Cette facette, fortement carénée à l'arrière, divise en deux parties à angle droit la face interne du cubitus. Au-dessus, cette face interne est au contraire plate et creusée d'une petite fosse allongée dans le sens de l'os. Ce sont là des caractères de Mélinés.

Un petit calcanéum appartient aussi à *Taxodon sansaniensis*. Il est bâti sur le modèle de celui de *Meles taxus* avec sa surface astragalienne postérieure dessinant une large convexité suivie d'une amorce très faible de courbe en sens inverse, sa facette cuboïdienne subcarrée, sa très forte insertion de la Chair carrée de Sylvius et sa tubérosité talonienne sur laquelle la coulisse pour le tendon d'Achille est large et forme avec la face supérieure de l'os une lèvre aiguë. L'insertion du Soléaire est de même

Source : MNHN, Paris

assez peu en relief et sur le bord interne de cette tubérosité talonienne existe le même petit tubercule allongé et oblique pour les attaches ligamentaires tarsiennes.

Ainsi les maigres documents squelettiques que nous possédons de *Taxodon sansaniensis* laissent constater, avec les représentants actuels du groupe, de si grandes similitudes dans la morphologie qu'il serait bien étonnant de ne pas les retrouver dans les proportions générales, l'allure, la démarche et le mode de vie de l'animal. On peut donc penser que les Mélinés vrais du Vindobonien étaient des animaux lourds, lents et plantigrades au même degré que les formes plus récentes.

Melidellavus leptorhynchus Filhol *gen. nov.*

(Pl. XI, fig. 10-11, *pl. XVI, fig.* 8*)*

Mustela leptorhyncha Filhol (1891, p. 105, *pl.* V, *fig.* 7-8-9).

794. — Mandibule gauche avec M_1. Type. Long. M_1 : 9,3 mm.
795. — Mandibule droite avec M_1.
796. — Canine supérieure droite. Même sujet que le type.
797. — Cubitus, moitié proximale.
798. — Fémur, moitié proximale, même sujet que le précédent.
799. — Astragale. Long. : 17,5 mm.

Les pièces 794 et 796 proviennent très vraisemblablement du même sujet ; les pièces 795 et 799, prises dans un même gangue noire, phosphatée, assez peu fréquente à Sansan, certainement.

Ce petit Mustelidé fut découvert à Sansan par Filhol qui y vit une espèce voisine de *Trochictis hydrocyon*. Il s'agit en fait d'une forme bien plus originale caractérisée par une carnassière au trigonide très court et au talonide allongé et élargi, évasé à son angle postéro-interne et occupé principalement par le versant interne de l'hypoconide qui descend en pente douce jusqu'au pied de la bordure interne contre laquelle il rejette le sillon talonidien. Cette bordure interne est découpée en de nombreux tubercules. Je propose de donner à cet animal le nom générique de *Melidellavus*.

Description. — La mandibule est courte, basse, grêle, bombée sur sa face externe et curieusement plus élevée au niveau des premières prémolaires qu'à celui de la carnassière. Le bord inférieur dessine une double courbe très régulière. Deux trous mentonniers émergent à la hauteur de P_2 et P_3. La fosse massétérine est très profonde. Sur la face interne, la dépression qui sépare l'apophyse articulaire de l'apophyse angulaire est large et profonde. La surface d'attache du muscle Ptérygoïde interne se soulève en fort relief. La musculature mandibulaire de *Melidellavus leptorhynchus* apparaît donc comme particulièrement forte.

Source : MNHN, Paris

La canine inférieure possède une racine anormalement longue. Les prémolaires sont très serrées entre elles sur la mandibule brachyrhynche et de taille régulièrement croissante depuis la P_2 uniradiculée mais déjà importante jusqu'à la P_4 dont la longueur dépasse considérablement celle du trigonide de M_1. La carnassière possède un trigonide très court et robuste, composé de trois pointes en pyramides triangulaires dressées bien verticalement. Le paraconide court ne s'incline pas du côté interne mais présente un tranchant vertical interne faisant avec le tranchant externe un relief de proue. Le métaconide fort est à peine en arrière du protoconide. Les facettes postérieures de ces deux tubercules forment un beau tranchant subvertical comme on le rencontre chez les Loutres. Le talonide est plus large et plus long que le trigonide. Il présente un large évasement à l'angle postéro-interne. L'hypoconuide très externe est suivi d'un petit hypoconulide qui est relié à la bordure interne du talonide, laquelle est découpée en de nombreuses petites cuspides d'importance régulièrement décroissante depuis l'entoconide bien individualisé et très proche du métaconide jusqu'à la bordure arrière du talonide. L'intérieur de ce talonide est occupé par le versant interne de l'hypoconide et de celui, plus réduit, de l'hypoconulide qui forme une surface irrégulière inclinée en pente douce jusqu'au pied de la bordure interne.

M_2 n'est connue que par son alvéole.

La canine supérieure est pointue et légèrement recourbée comme celle de la Fouine. La face interne est légèrement bombée et limitée par deux faibles carènes soulevées. Un fort sillon latéral externe donne à cette dent un cachet très félin.

Affinités. — La forme trapue de la carnassière, son trigonide court et bas, ainsi que son talonide élargi éloignent *Melidellavus leptorhynchus* des Mustélinés.

L'importance prise par le talonide et le morcellement en nombreuses petites cuspides de sa bordure interne sont par contre des caractères mélins. Le raccourcissement du trigonide se retrouve aussi, bien qu'à un degré plus faible, chez certains Mélinés tels que *Trocharion* et *Taxodon*.

Je rangerai donc *Melidellavus leptorhynchus* parmi les Mélinés. Je verrai en lui un Méliné archaïque présentant par certains côtés plus de ressemblances avec des formes antérieures à l'Helvétien qu'avec les représentants modernes du groupe.

En effet, de forts rapprochements s'imposent entre cette espèce miocène et le *Pachycynodon filholi* des Phosphorites du Quercy. On retrouve chez ce dernier les mêmes prémolaires courtes, le même trigonide massif, court, bas, aux trois pointes également développées et présentant le même petit cingulum sur la face externe du paraconide, la même falaise postérieure verticale du trigonide et un hypoconide bas, aigu, suivi d'un petit hypoconulide et occupant de sa pente interne tout le creux talonidien. Par ailleurs, on observe fréquemment sur les diverses espèces de *Pachycynodon* une division en deux lobes de la bordure interne du talonide de M_1, ce qui souligne la tendance mélinе de ce genre.

Source : MNHN, Paris

Ces ressemblances n'établissent certes pas de manière certaine une relation phylogénétique entre *Pachycynodon filholi* et *Melidellavus leptorhynchus* mais elles soulignent les caractères primitifs de ce dernier.

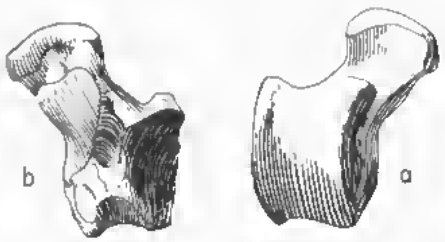


FIG. 19. — *Melidellavus leptorhynchus*. Astragale gauche (799) : a, face supérieure ; b, face inférieure. Grandeur naturelle × 3/2.

Squelette. L'astragale signalé appartient avec une quasi certitude à *Melidellavus leptorhynchus*. C'est exactement l'astragale des Martres. Le col y est très allongé et de direction antéro-interne, la trochlée y est peu profonde et la facette astragalienne antérieure est située presque entièrement sur la face inférieure du col.

Je rapporte aussi à *Melidellavus leptorhynchus*, avec un point de doute, un cubitus et un fémur provenant d'un même individu. Ces deux os sont très mustelins par tous leurs caractères. La face interne du cubitus présente cependant une fosse pour l'Extenseur oblique du métacarpe plus importante que chez les Mustélinés.

Source : MNHN, Paris

Sous-famille des Lutrinae

Mionictis dubia Blainville

(Pl. XI, fig. 12)

Lutra dubia Blainville (1841, genre *Mustela*, p. 76, *pl. XIV*).
Hydrocyon sansaniensis Lartet pro parte (1851, p. 17).
Lutra dubia Blainville. Gervais (1859, p. 311).
Lutriné voisin de *Paralutra*. Helbing (1936, p. 17).
Mionictis dubia Blainville. Thenius (1949, p. 698).

801. — Mandibule avec P_2-M_2. Type. Long. : M_1 15,6 mm. Fig. Blainville (1841, genre *Mustela*, *pl. XIV*).
802. — P^2 gauche.
803. — Humérus droit, tête proximale.
804. — Fémur droit, partie proximale.
805. — Calcanéum gauche, long. 31,5 mm.
806. — Seconde phalange.
807. — Omoplate gauche brisée, humérus droit complet, fragments d'humérus gauche, radius droit complet, fragments de radius gauche, cubitus droit complet, fragment de cubitus gauche, pisiforme droit, pyramidaux droit et gauche, extrémité proximale de Mc II, extrémité distale de fémur, extrémité distale de tibia, débris de côtes, de vertèbres et de phalanges, sésamoïdes.

Toutes les pièces numérotées 807 proviennent du même sujet. Les os étaient entremêlés dans le même bloc de marne calcaire blanche. Les autres échantillons, mandibule, portions d'humérus et de fémur isolées, étaient enrobés dans cette même gangue blanche assez rare à Sansan. La taille fait présumer qu'ils proviennent d'un même sujet, d'une taille un peu supérieure à celui qui a laissé les si nombreux os. Les deux animaux semblent avoir péri ensemble et s'être conservés côte à côte.

« La Loutre de Sansan », qui fut décrite par Blainville sur une mandibule de la collection Lartet, a été omise par Filhol dans son travail sur la faune des Mammifères de Sansan où il n'en parle que très incidemment pour contester — à juste titre d'ailleurs — le rapprochement que fit Lartet entre cette forme et l'*Hydrocyon sansaniensis*, et renvoie le lecteur à une étude ultérieure qu'on chercherait en vain dans l'ouvrage.

Thenius (1949) a repris l'étude de cette forme à propos d'une mandibule complète, de quelques dents inférieures isolées et d'un fragment de maxillaire portant encore P^4 et M^1 de Göriach qu'il attribue à la « Loutre de Sansan » et rattache au genre *Mionictis* Matthew du Miocène supérieur américain. J'ai pu mesurer le degré de rapprochement des deux formes grâce aux moulages de *Mionictis incertus* Matthew et de *Mio-*

Source : MNHN, Paris

nictis elegans Matthew aimablement offerts par le National Museum of Natural History de New York.

Comme sur l'espèce européenne, *Mionictis incertus* possède une mandibule trapue, courte, bombée sur sa face externe et creusée d'une fosse massétérine allant jusqu'au niveau de la tuberculeuse. Le trou mentonnier antérieur est de même large et situé entre P_2 et P_3, légèrement plus près du bord alvéolaire que du bord inférieur. Les prémolaires, au nombre de trois, sont épaisses, très peu symétriques, dressées bien verticalement et ont une face externe triangulaire et subverticale. P_3 et P_4 possèdent en avant et en arrière un petit talon se relevant en pointe. P_4 est plus haute que M_1 et ne porte pas trace de deutéroconide. M_1 est longue, large et de faible hauteur. Le trigonide et le talonide ont la même longueur. Le métaconide est bien détaché du protoconide et situé un peu postérieurement. Le métaconide se poursuit en arrière sans aucune discontinuité avec le bord interne du talonide qui, arrivé à l'angle postéro-interne de la dent, opère un brusque coude à 110°, longe le bord postérieur du talonide rectiligne et légèrement oblique pour atteindre l'extrémité postérieure de l'hypoconide. Il existe en avant de l'hypoconide une petite colline grêle et allongée, flanquée au pied de la pente arrière du protoconide. Le creux talonidien est formé uniquement par la pente interne de l'hypoconulide qui descend en long pas incliné jusqu'au pied du rebord interne, aigu et tranchant du talonide. Il ressort de tant d'homologies entre l'espèce américaine et la Loutre de Sansan qu'il s'agit bien du même genre.

Cependant les différences entre les deux formes restent importantes. Outre une taille très supérieure, l'espèce européenne possède sur M_1 un trigonide plus bas, un paraconide plus aminci et allongé en avant; le talonide y est plus long, plus évasé du côté lingual et sa bordure interne plus haute ne rejoint pas en arrière l'hypoconide mais forme, en atteignant la muraille externe, un petit hypoconulide nettement séparé de l'hypoconide. Il ne m'étonnerait pas que la découverte d'un matériel plus complet des espèces américaines amène à faire de la forme européenne au moins un sous-genre différent.

J'ai retrouvé parmi les débris du squelette une P^2 qui semble avoir appartenu au même sujet que la mandibule. C'est une dent aiguë et droite dont la pointe est très en avant. Deux petites crêtes peu saillantes en partent vers l'avant et vers l'arrière. Du côté interne le cingulum basal est bien marqué et se relève à l'arrière en un petit talon aigu.

Affinités systématiques. E. Thenius a rangé *Mionictis dubia* parmi les Mustélinés, en raison de la structure de la P^4 au talon interne plus mustélin que lutrin. De fait ce talon interne de la carnassière supérieure, si large et étalé le long du tranchant interne de la dent chez *Potamotherium*, *Paralutra* ou *Lutra*, est ici très réduit.

Cependant ce talon interne de P^4 est plus important que chez les Mustélinés et la M^1 est bien différente, non pas tant par son bord lingual qui chez les Mustélinés peut varier beaucoup d'un genre, voire d'une espèce, à l'autre, mais par son bord externe qui est toujours très court chez les

Source : MNHN, Paris

Mustélinés, même chez les espèces où le bord interne est le plus long *(Plesiogulo brachygnathus, Musteta capensis, Martes gamlitzensis)*.

Sur la seule structure de ses dents supérieures, *Mionictis* apparaît donc comme difficilement classable ; P^4 se rapproche plus du type Mustéliné que de celui des autres sous-familles de Mustélidés, M^1 a un allongement rappelant les Mélinés, mais tous ces caractères ne sont pas déterminants. E. Thenius a fait de *Mionictis* un Mustéliné d'un rameau spécial, éteint sans descendance dès le Miocène, et présentant des caractères de ressemblances avec les Lutrinés et les Mélinés.

La considération de la mandibule seule, avec des prémolaires fortes, aiguës, droites, très resserrées entre elles et à la carnassière au large talonide a au contraire entraîné Matthew (1921) et G. G. Simpson (1945) à rattacher *Mionictis* aux Lutrinés.

La découverte à Sansan du squelette parfaitement adapté à la vie aquatique de *Lutra dubia* me permet de trancher la question en faveur de ce dernier point de vue, qui était aussi celui de Blainville.

Cependant *Mionictis* n'est relié ni à *Potamotherium* ni à *Paralutra* ou à *Lutra*,

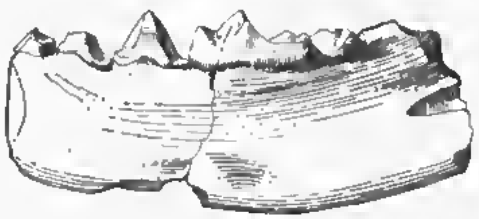


Fig. 50. — *Mionictis dubia*. — Mandibule droite type (801), face interne. Grandeur naturelle.

Potamotherium est à la fois le plus ancien des Lutrinés connus et celui dont le squelette est le plus profondément modifié par la vie aquatique. Pour cette raison et aussi à cause de ses prémolaires à tubercules accessoires, et du talonide de sa carnassière inférieure déjà trop réduit, *Potamotherium* ne peut appartenir à la lignée de *Paralutra* qui selon J. Viret, si elle ne conduit pas directement à nos Loutres modernes, y est fortement apparenté.

A côté de ces deux rameaux, *Mionictis* représente un troisième type de Mustélidé ayant réalisé d'une manière indépendante, à partir d'un ancêtre sans doute voisin des Mustélinés et des Mélinés primitifs, l'adaptation à la vie aquatique.

Tandis que P^4 a la même structure chez *Potamotherium*, *Paralutra* et *Lutra*, M^1 chez *Potamotherium* et *Lutra*, M_1 chez *Paralutra* et *Lutra*, P^4, M^1 et M_1 de *Mionictis* sont totalement différentes. *Mionictis* représente bien chez les Lutrinés un type à part.

Je verrai enfin un rapprochement entre *Mionictis* et le genre villafranchien *Enhydrictis* qui présente comme nos espèces miocènes un

Source : MNHN, Paris

mélange de caractères mélins, lutrins et mustélins. La carnassière inférieure de l'*Enhydrictis ardea* de Perrier conservée au Muséum de Paris est bâtie sur le modèle de celle de *Mionictis elegans*. C'est le même talonide large, incliné, occupé par la pente interne de l'hypoconide et le même métaconide situé en arrière du protoconide et se prolongeant en arrière par la bordure interne haute et nigüe du talonide. Il n'y a cependant pas identité, car le talonide du Mustélidé de Perrier est échancré dans sa partie postérieure interne. La P_4 de l'*Enhydrictis ardea* de Villany figurée par S. Schaub (1949, p. 502, *fig.* 6) est de même haute, large, dressée verticalement et ne présente pas trace de pointe accessoire, tout comme la P_4 de la « Loutre de Sansan ». J. Viret a enfin figuré un crâne complet de la même espèce provenant du loess de Saint-Vallier (1951, *pl. IV, fig.* 1), crâne sur lequel on remarque une P^4 au talon interne important en avant d'une M^1 d'un type intermédiaire entre *Lutra* et *Mionictis*, avec un côté externe réduit et un élargissement considérable de sa partie interne qui s'allonge en un sillon d'axe longitudinal bordé intérieurement vers l'avant par une crête soulevée. J. Viret a par ailleurs souligné sur le crâne de nombreux traits de ressemblance avec les Loutres et Maria Mottl (1941, in Viret 1951), sur l'examen de pièces squelettiques d'*Enhydrictis* et du genre voisin *Pannonictis*, pense que ces animaux pourraient peut-être avoir mené une vie plus terrestre que celle des Loutres, tout en fréquentant les bords des rivières à la manière du *Putorius lutreola*, et s'être nourris principalement de poisson. *Mionictis* par contre est plus franchement adapté à la vie aquatique.

Pannonictis et *Enhydrictis* sont rangés parmi les Mustélinés. *Mionictis* est plus franchement un Lutriné. Il n'en reste pas moins que toutes ces formes m'apparaissent comme ayant une origine commune.

La sous-famille des Lutrinés est essentiellement polyphylétique. Elle groupe des Mustélidés qui ne se ressemblent que par des caractères communs d'adaptation à la vie aquatique. Sa valeur systématique me semble bien faible, à moins d'en restreindre l'acception au seul rameau dont *Paralutra* et de *Lutra* font partie.

Les caractères dentaires des Lutriués semblent pouvoir s'énoncer ainsi : canine inférieure courte, forte à sa base, recourbée et pointue ; prémolaires robustes, dressées verticalement, serrées les unes contre les autres ; P_4 plus haute que M_1 ; M_1 à trigonide plutôt bas, métaconide fort et talonide large, occupé intérieurement par le versant interne de l'hypoconide s'inclinant en pente régulière jusqu'à la bordure interne et tranchante de ce talonide ; P^4 à talon interne allongé et élargi ; M^1 à protocône allongé, éloigné de la ligne des pointes externes et au versant externe en beau pan incliné.

Omoplate. L'omoplate de *Mionictis dubia* est caractérisée par une apophyse épineuse particulièrement haute et dressée verticalement par rapport au plan du corps de l'omoplate, comme chez *Lutra* et *Potamotherium*. Le métacromion, sur lequel s'insère l'Omo-trachélien, est projeté en lame très mince vers le bas, comme chez la Loutre. En avant, l'acro-

Source : MNHN, Paris

mion ne suit pas la direction de l'épine scapulaire mais tourne franchement vers le haut en direction du processus coronoïdien. Une petite crête sépare sur la face externe de la base de l'acromion deux facettes orientées respectivement vers le haut et vers le bas. La fosse sous-épineuse est de plus particulièrement profonde, comme chez *Lutra* et *Potamotherium valetoni*. La cavité glénoïde est peu profonde et allongée.

FIG. 51. — *Mionictis dubia*. — *1)* Omoplate gauche (807), face externe ; *2)* Humérus droit (807) : a, face antérieure ; b, face externe. Grandeur naturelle.

Humérus. — L'humérus de *Mionictis dubia* est assez différent de celui de *Potamotherium valetoni* mais seulement pour se rapprocher davantage de celui de la Loutre actuelle. C'est un os allongé qui présente en effet la double courbure si caractéristique de ces Mustélidés aquatiques, ainsi qu'une tête allongée dans le sens antéro-postérieur, un trochin en forte saillie, une diaphyse aplatie latéralement, une empreinte deltoïdienne large, bombée et descendant jusqu'au milieu de la diaphyse, une

Source : MNHN, Paris

Crista supinatoria mince et soulevée en arrière par rapport au plan de la face postérieure de l'os, enfin une cavité olécranienne très petite, allongée transversalement et très peu profonde, un condyle articulaire allongé, une arcade entépicondylienne mince. Tous ces caractères ne se retrouvent pas sur les humérus des Mustélidés terrestres. Les seules différences avec l'humérus de la Loutre résident dans un moins fort aplatissement latéral du corps diaphysaire, une crête d'insertion pour le Grand Dorsal moins saillante, un trochin plus discret, et une *Crista supinatoria* moins étalée. La musculature spécialisée de la Loutre apparaît donc plus forte que chez *Mionictis dubia*. Chez *Potamotherium valetoni*, les caractères d'adaptation à la vie aquatique sont au contraire encore plus accentués et cette seule considération suffit à exclure la « Loutre » de Saint-Gérand des ancêtres tant du Mustélidé de Sansan que de nos Lutrins actuels.

Radius. — Comme ceux de *Lutra* et *Potamotherium*, le radius de *Mionictis* présente une forte courbure dans sa partie distale qui est très

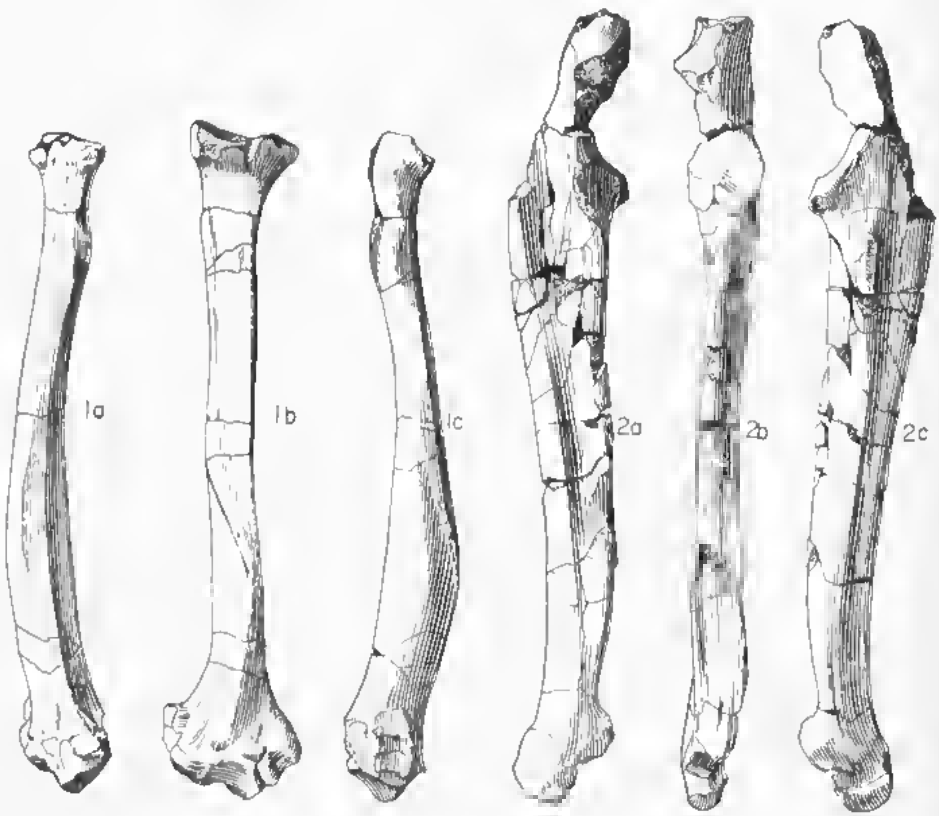


FIG. 52. — *Mionictis dubia*. — *1)* Radius droit (807) : a, face interne ; b, face antérieure ; c, face externe ; *2)* Cubitus droit (807) : a, face externe ; b, face antérieure ; c, face interne. Grandeur naturelle.

Source : MNHN, Paris

étirée antéro-postérieurement. La surface articulaire humérale est allongée et faiblement creusée. La face antérieure, au haut de laquelle s'insère le Court Supinateur, forme une aire très plate, bien délimitée par deux rebords latéraux en légère saillie, qui s'étend jusqu'au tiers inférieur de l'os où elle est recoupée obliquement par la surface de glissement du tendon d'un Extenseur oblique du métacarpe particulièrement important. Sur la face postérieure, la crête d'insertion du Carré Pronateur est très aiguë, très forte et remonte jusqu'au milieu de la diaphyse. Le tubercule d'insertion du Long Supinateur est bien en relief et surplombe une profonde gouttière pour le passage du tendon de l'Extenseur oblique du métacarpe. La gouttière pour les deux Extenseurs du carpe est très large et occupe une position médiane sur le bord inférieur de la face antérieure du radius, rejetant ainsi sur la face latérale externe la gouttière très profonde et très encaissée entre deux gros tubercules pour l'Extenseur externe des doigts, toujours comme chez *Lutra* et *Potamotherium*. De même la facette articulaire distale pour le cubitus est rejetée à l'angle postéro-externe de la diaphyse. La surface articulaire carpienne est triangulaire et l'apophyse styloïde à peine indiquée.

Cubitus. — Le cubitus est un os peu épais présentant un bord antérieur et un bord postérieur aigus, comme chez la Loutre. La surface articulaire est peu importante et surmontée d'un olécrâne vertical. La surface d'insertion de l'Extenseur oblique du métacarpe creuse sur la face externe une fosse profonde comme chez *Potamotherium* et descend même plus bas. Sur la face interne la crête d'insertion du Carré Pronateur monte très haut comme chez la Loutre et *Potamotherium*. L'extrémité distale du cubitus ne s'allonge pas dans l'axe du corps diaphysaire mais est projeté en arrière, comme chez les autres Lutrinés. Ces caractères ne se retrouvent pas chez les Mustélinés terrestres.

Pisiforme. — Le pisiforme est allongé et légèrement aplati à son extrémité libre, comme chez la Loutre.

Pyramidal. — Le pyramidal est un os épais et trapu qui ne s'écarte pas du type généralisé des Mustélidés. Les deux facettes supérieures, pour le pisiforme et le cubitus, sont subégales et allongées antéro-postérieurement. Sur la face inférieure, la facette pour l'unciforme est large et bien creuse. Il n'y a pas en arrière de petite facette d'articulation avec le Mc V, et l'apophyse latérale externe est aussi développée que chez la Martre.

Métapodes. — Les métapodes sont grêles, allongés et leur facette d'articulation distale est en boule, comme chez la Loutre et à la différence des autres Mustélidés.

Phalanges. — Les phalanges sont allongées et peu épaisses, comme chez *Lutra* et *Potamotherium*. Les secondes phalanges paraissent plus longues.

Source : MNHN, Paris

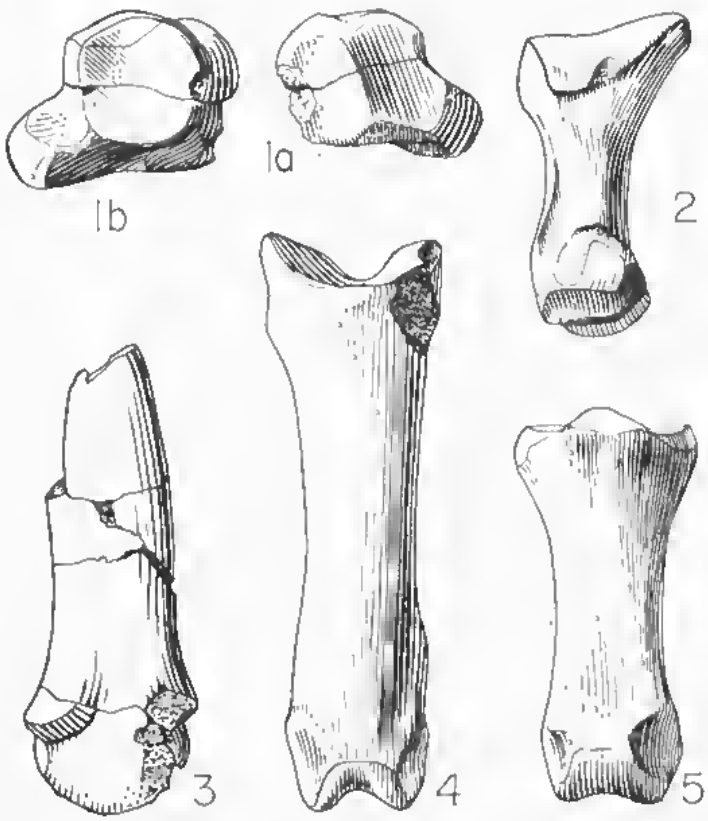


FIG. 53. — *Mionictis dubia*. — *1)* Pyramidal gauche (807) : a, face supérieure ; b, face inférieure ; *2)* Pisiforme droit (807), face inférieure ; *3)* Métapode (807), extrémité distale, face antérieure ; *4)* Première phalange (807), face antérieure ; 5*)* Seconde phalange (807), face antérieure. Grandeur naturelle × 3.

Fémur. — Le fémur est encore bien voisin de celui des Loutres. La tête articulaire sphérique surmonte un col court, la fosse digitale est profonde, étroite et le second trochanter se détache en un fort tubercule arrondi et très saillant. Cependant la lame osseuse qui surmonte la fosse digitale à l'extérieur se prolonge plus bas que chez la Loutre et se continue par une crête en relief reliant le second trochanter au premier. Sur cette crête s'attache le *Quadratus femoris*. Sur le bord externe de la face postérieure, les insertions musculaires ont laissé comme chez la Loutre des marques profondes. La face antérieure, habituellement arrondie chez les Mustélidés, est ici plus large, un peu comme chez les *Felis* et se rapproche encore de la Loutre. Le rebord interne de la surface articulaire rotulienne est plus en saillie que le rebord externe, comme chez la Loutre encore.

Le fémur de *Mionictis* ne se rapproche que de très loin de celui de *Potamotherium*, qui a subi des modifications beaucoup plus profondes.

Source : MNHN, Paris

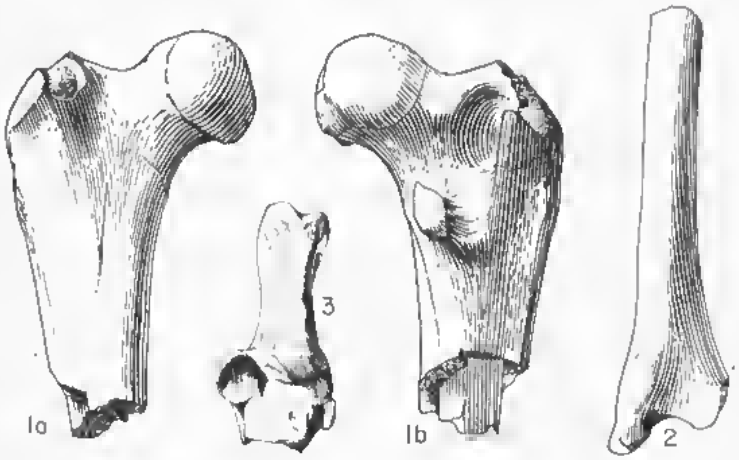


Fig. 54. — *Mionictis dubia.* — *1)* Fémur droit (804), extrémité proximale : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *2)* Tibia gauche (807), extrémité distale, face antérieure ; *3)* Calcanéum gauche (805), face supérieure. Grandeur naturelle. La calcanéum a cependant été légèrement réduit.

Tibia. — Le tibia, comme toujours, donne peu de renseignements. La partie distale conservée semble correspondre à un os assez droit. Les seuls caractères notables semblent le rapprocher de *Potamotherium* : le corps diaphysaire est étroit et aplati latéralement, la face latérale externe très oblique et l'apophyse styloïde plus dans le prolongement du corps diaphysaire que chez la Martre et le Blaireau.

Source : MNHN, Paris

FAMILLE DES VIVERRIDAE

Sous-famille des Viverrinae

Semigenetta mutata Filhol

(pl. XI, fig. 13 à 17)

Viverra sansaniensis Lartet 1851, p. 18.
Viverra sansaniensis Lartet. Gervais 1859 (p. 222, *pl. XXII, fig. 1)*
Viverra sansaniensis Lartet. Filhol 1891 (p. 118, *pl. V, fig.* 10-12).
Semigenetta sansaniensis Lartet. Helbing 1928.
Semigenetta mutata Filhol. Viret (1951, p. 69).

808. Mandibule avec P_3 P_4 M_1. Type de *Viverra sansaniensis*. Fig. Gervais (1859, *pl. XXII, fig.* 1), Filhol (1891, *pl. V, fig.* 10-11-12). Long. M_1 : 10,3 mm.
809. — Mandibule avec P_2 P_3 P_4 M_1. Long. M_1 : 9,8 mm.
810. — Mandibule d'un jeune individu, avec P_4 en train de percer.
811. Mandibule avec P_3 P_4 M_1. Long. M_1 : 9,8 mm.
812. Prémaxillaire droit avec I^2 I^3.
813. Maxillaire droit, fragment, avec P^2 P^3 P^4. Long. P^3 P^4 : 17,7 mm.
814. — Maxillaire gauche, fragment, avec P^3 P^4 M^1. Les quatre derniers échantillons, 811, 812, 813, 814 proviennent du même sujet.
815. — Canine inférieure gauche.
816. — M_1 brisée.
817. — Maxillaire, fragment, avec P^3 et M^1 brisées.
818. — Humérus droit, moitié distale.
819. — Humérus droit, fragment distal.
820. Radius gauche, moitié distale.
821. — Fémur gauche, moitié proximale.
822. Fémur gauche, fragment proximal.

Ce Viverridé, type de *Viverra sansaniensis* Lartet, est bien identique au *Plesictis mutatus* Filhol de La Grive Saint-Alban, et l'on se demande comment Filhol, qui a créé l'espèce à La Grive, ne l'a pas reconnue sur les pièces aussi belles et aussi fraîches de Sansan.

Le nom proposé par Lartet aurait la priorité si, comme l'a souligné J. Viret (1951), sa diagnose n'était si insuffisante. De plus les figures données par Filhol à Sansan ne caractérisent l'espèce que d'une manière par trop lointaine. Le nom proposé pour l'animal de La Grive, si bien figuré et décrit, a donc la priorité.

On reconnaît facilement cette espèce. La canine inférieure est pointue, bien recourbée, carénée latéro-antérieurement et postérieurement.

Les prémolaires inférieures sont hautes, dressées verticalement, comprimées et tranchantes. A l'avant et à l'arrière un petit denticule bas

Source : MNHN, Paris

et aigu remplace le cingulum basal. Une pointe accessoire très basse existe aussi en arrière de la pointe principale.

La carnassière inférieure est nettement viverroïde par son trigonide haut, serré et dressé très verticalement en avant d'un talonide très court composé, ainsi que l'a souligné Helbing (1928) dans sa diagnose du genre *Semigenetta*, comme celui des Genettes, c'est-à-dire d'un hypoconide et d'une crête arquée qui entoure du côté interne la dépression étroite du talonide. Sur les dents fraîches on peut noter aussi, comme chez la Genette, que cette crête s'abaisse en avant de telle sorte que la dépression talonidienne est ouverte au pied du métaconide. Cependant sur une pièce de Sansan le talonide de M_1 est un peu différent et reproduit trois pointes séparées comme chez *Viverra*, mais la pointe postérieure est beaucoup moins forte.

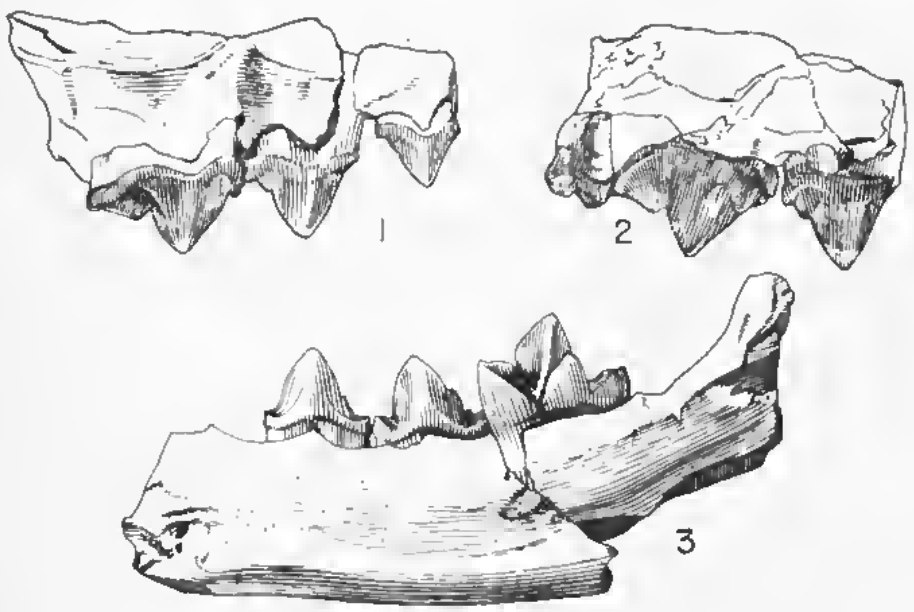


FIG. 55. — *Semigenetta mutata.* — *1)* Maxillaire droit (813) avec P^3-P^4, face externe ; *2)* Maxillaire gauche (814) avec P^3-M^1, face interne ; *3)* Mandibule droite (811) avec P_3-M_1, face interne. Grandeur naturelle × 2.

Le prémaxillaire est comme chez la Genette grêle, allongé, avec une dépression latérale externe en avant de l'alvéole de la canine, qui est plus large. Le trou nasal a la même importance et le même dessin que chez la Genette. Les rapports de taille des trois incisives entre elles sont identiques. Le diastème qui sépare I^3 de la canine est notablement plus grand chez *Semigenetta*.

P^2 est beaucoup plus réduite par rapport à P^3 que chez *Genetta*. Elle est aussi plus basse, le bourrelet talonidien est à peine indiqué et elle

Source : MNHN, Paris

possède, du côté lingual et en avant, une petite lame tranchante qui ne monte pas jusqu'à la pointe. Cette lame existe aussi sur P^2. A la différence de la Genette, elle ne possède pas de cingulum interne.

La carnassière supérieure, très tranchante, au talon interne très aigu et bien séparé du reste de la dent, présente en avant du paracône une lame soulevée comme sur I^{p2} et I^{p3} mais plus extérieurement placée et aboutissant à un petit parastyle. Tout contre existe du côté jugal un second petit denticule parastylique, imputable à un soulèvement du bourrelet basal.

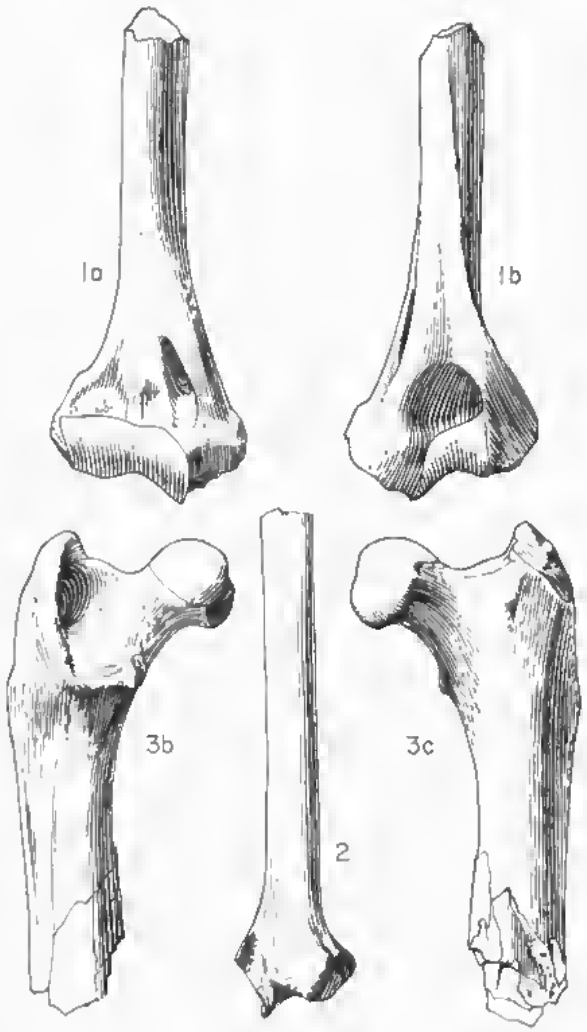


FIG. 56. — *Semigenetta mutata*. — *1)* Humérus droit (818), moitié distale ; a, face antérieure ; b, face postérieure ; *2)* Radius gauche (820), moitié distale, face antérieure ; *3)* Fémur gauche (821), moitié proximale ; c, face antérieure ; b, face postérieure. Grandeur naturelle.

Source : MNHN, Paris

Sur M^1 le bord externe est si oblique que la dent offre sensiblement un contour en triangle isocèle très aplati, la base étant le bord antérieur. Le métacône est plus réduit que le paracône et en avant de celui-ci le bourrelet basal forme un mamelon important. La partie centrale creuse de la dent est très réduite.

En arrière l'os palatin ne laisse aucune place pour une seconde tuberculeuse.

Humérus. — L'humérus droit, allongé, ressemble fort à celui de la Genette. Comme chez celle-ci, le foramen entépicondylien est large et allongé en hauteur, l'arcade antépicondylienne est forte et de section allongée antéro-postérieurement. La surface articulaire distale est assez réduite, la fosse olécranienne peu profonde et allongée transversalement. Au-dessus existe une petite dépression en fossette sous l'insertion du Petit Anconé. La *Crista supinatoria* est très réduite et légèrement soulevée en arrière au-dessus du plan formé par la face postérieure.

Radius. — Le radius est identique à celui de la *Semigenetta mutata* de La Grive figuré par J. Viret (1951). Il est identique aussi à celui de la Genette.

Fémur. — Sur le fémur, la fosse digitale est profonde et largement ouverte. Un pan régulièrement incliné relie le fond de sa cuvette au col de la tête articulaire. Au-dessus, la crête qui relie le premier trochanter à la tête articulaire et forme le bord supérieur de la face antérieure est très mince. Le deuxième trochanter est très fort et la tête est bien détachée du corps diaphysaire. Le fémur de la Genette n'est guère différent.

Viverra modica Gaillard

(Pl. XI, fig. 18)

La carnassière inférieure des *Viverra* se reconnaît à son trigonide moins élevé que celui des *Herpestes* et à son talonide entouré de trois pointes aiguës sensiblement égales et bien indépendantes. Une petite M_1 du Muséum de Bâle, longue de 6,7 mm, présente tous ces caractères. Le métaconide est situé en outre plus en arrière que le protoconide, l'hypoconide est plus important, bien que de même hauteur, que l'entoconide tandis que la pointe postérieure du talonide est un peu plus basse et couchée en arrière. Il y a quelques différences avec la *Viverra modica* de La Grive Saint-Alban figurée par Viret (1951, fig. 15). Sur la pièce dauphinoise, le talonide est plus resserré en arrière, l'hypoconide plus comprimé latéralement et le creux talonidien plus dissymétrique. Ces différences ne me paraissent pas dépasser le cadre des variations individuelles, et l'on en a vu de plus considérables chez *Semigenetta mutata*. J'inscris donc sans restriction *Viverra modica* à la liste des Carnassiers de Sansan.

Source : MNHN, Paris

Sous-famille des Herpestinae

Herpestes aurelianensis Schlosser

(Pl. XI, fig. 19)

La Collection du Muséum de Bâle possède sous le n° 5340 une petite mandibule provenant de Sansan que je rapporte à cette espèce. La carnassière est conservée et l'on voit encore les alvéoles de P_4 et de M_2. L'os mandibulaire est grêle, peu haut et le bord inférieur est régulièrement courbé dans sa partie conservée. La carnassière est bien celle d'un Viverridé, avec son trigonide très haut dominant un talonide court, bas et moins large que le trigonide. Elle présente tous les caractères des *Herpestes*. Le trigonide est court et épais, avec un métaconide moins haut que le paraconide mais fort et bien séparé de la base du protoconide. Le talonide est formé de trois pointes. L'hypoconide aigu est plus haut que les deux autres pointes et occupe une position plus postérieure qu'antérieure. L'entoconide est situé très postérieurement et se prolonge en avant par une petite crête descendante qui vient mourir au pied du trigonide, laissant ainsi une ouverture au creux talonidien. La pointe postérieure est brisée mais devait former une crête allongée transversalement, fermant à l'arrière le talonide. Cette crête, qui paraît avoir été reliée à l'entoconide, est par contre nettement séparée de l'hypoconide par un repli bien visible sur la face externe. La quatrième prémolaire avait la même longueur par rapport à cette carnassière que sur le type de Pontlevoy. En arrière existait une petite M_2 uniradiculée.

La pièce de Sansan (long $M_1 = 4{,}7$ mm) est plus petite que celle de Pontlevoy mais de la taille des petits individus de La Grive Saint-Alban.

Source : MNHN, Paris

FAMILLE DES FELIDAE

Sous-famille des Felinae

Pseudailurus quadritentatus Blainville

(Pl. XII, fig. 1 à 1)

Felis hyaenoides Lartet 1838.
Felis quadridentata ou *tetraodon* Blainville pars (1841, p. 157, *pl. XVI*).
Felis pardus ? Blainville (1841, *pl. XVI*)
Felis hyaenoides Lartet. Lartet (1851, p. 18).
Pseudailurus quadritentatus Gervais (1853, p. 127 ; 1859, p. 232).
Pseudailurus quadridentatus Gervais. Filhol (1891, p. 73, *pl. IV*).
Pseudailurus hyaenoides Lartet. Kretzoi (1929, p. 1321).
Sansanailurus hyaenoides Lartet. Kretzoi (1938, p. 106).
Pseudailurus hyaenoides Lartet. Thenius (1949, p. 751).
Pseudailurus quadridentatus Blainville. Viret (1952, p. 87).

601. — Fragment de mandibule avec P_3 P_4, M_1 brisée. Type. Fig. Blainville *(Felis tetraodon* ou *quadridentata, pl. XVI)*. Long. P_3 P_4 : 25,4 mm.
602. — Double mandibule complète avec, de chaque côté, C brisée, P_3 P_4 M_1. L'alvéole de P_2 n'existe que sur la branche gauche. Long. M_1 : 16,4 mm ; Long. P_3-P_4 : 23,9 mm. Fig. Filhol (1891, *pl. VI*, branche gauche retournée).
604. — Mandibule droite complète avec C brisée, P_3 P_4 M_1. Long. M_1 : 17,1 mm ; Long. P_3-P_4 : 25,8 mm.
605. — Mandibule avec C, P_4 M_1 brisées. Long. M_1 : 18,6 mm ; Long. P_3-P_4 : 25,5 mm.
606. — Mandibule brisée en arrière de P_4, avec C brisée, P_3 P_4. L'alvéole de P_3 n'existe pas, mais est indiquée par une petite cicatrice ossifiée. Long. P_3-P_4 : 26 mm.
607. — Mandibule brisée en arrière de P_4, avec P_4 brisée. Même taille que 604.
608. — Fragment de mandibule avec P_3 P_4. Long. P_3 P_4 : 24,5 mm.
609. — Fragment de mandibule avec M_1. Fig. Blainville *(Felis pardus* ? *pl. XVI)*.
610. — P_4. Fig. Blainville *(g. Viverra* pl. *XII, au milieu)*.
611. — M_1 Long. : 17,4 mm.
612. — Prémaxillaires avec I^2 I^3. Long. I^3 : 5,6 mm.
617 à 623. — Canines supérieures.
603. — Fragment de maxillaire droit avec C, P^1 P^3 P^4. Long. C P^4 : 57,4 mm ; Long. P^3 : 12,7 mm ; Long. P^4 : 19,3 mm. Même sujet que la double mandibule 602.
613. — Fragment de maxillaire avec P^3. Long. P^3 : 13,7 mm.
614. — P^4 gauche isolée. Même sujet que 603 ?
615. — P^4 brisée en avant.
616. — Fragment de maxillaire droit avec P^4 M^1. Long. P^4 : 19,3 mm ; largeur M^1 : 10 mm.

Source : MNHN, Paris

Parties du squelette ayant appartenu au même sujet que le pièces 602 et 603

653. — Vertèbre caudale non épiphysée.
626. — Tête humérale.
627. — Humérus, portion distale. Plus grande largeur 45 mm. Fig. Filhol (1891, *pl. IV*).
628. — Cubitus gauche, moitié proximale. Fig. Filhol (1891, *pl. IV*).
629. — Radius gauche, extrémités proximale et distale. Fig. Filhol (1891, *pl. IV*).
631. — Magnum.
632. — Unciforme.
633-636. — Mc II droit et gauche. Long. : 48 mm ; 48 mm.
634-637. — Mc III droit et gauche. Long. : 59,2 mm ; 48,9 mm.
635. — Mc IV droit. Long. : 57 mm.
638. — Mc V gauche. Long. : 42,9 mm.
639-640. — Première phalange du pouce, droite et gauche.
641. — Bassin, côté droit.
642. — Mt III droit, Long. : 78,9 mm.
643. — Mt IV droit. Long. : 80,1 mm.
644 à 648. — Premières phalanges.
649 à 651. — Secondes phalanges.
652. — Phalange unguéale.
654. — Côte brisée.

Autres pièces squelettiques :

655. — Vertèbre dorsale.
656. — Vertèbre lombaire.
657. — Humérus privé de sa tête articulaire. Plus grande largeur de l'extrémité distale 50,5 mm.
658. — Fragment d'extrémité distale d'humérus.
659. — Radius complet. Long. 167,4 mm. Même sujet que 657.
660. — Radius d'un jeune sujet. L'extrémité distale n'est pas épiphysée.
662. — Radius, extrémité proximale.
661. — Cubitus du même sujet que 660. L'extrémité distale n'est pas épiphysée.
663. — Pisiforme.
671. — Mc I. Long. : 22,3 mm.
664-665. — Mc II. Long. : 51,5 mm et 52,5 mm.
666. — Mc III. Long. : 57,1 mm.
667. — Mc V. Long. : 41,4 mm.
668. — Première phalange. Long. : 27,2 mm. Même sujet que le préeédent.
669. — Seconde phalange. Long. : 20,4 mm. Même sujet que le précédent.
670. — Première phalange du pouce.
672 à 676. — Secondes phalanges de la patte antérieure.
677. — Fémur, extrémité proximale.
678. — Tibia, extrémité distale.
679-707-708. — Astragales. Long. : 37,5 mm ; 32 mm ; 33 mm ; 707 fig. Blainville *(g. Felis, Pl. XVIII)*.
680 à 684. — Calcanéums. Long. : 65,8 mm ; 65,7 mm ; 68,7 mm ; 68,1 mm 60,4 mm.
685. — Troisième cunéiforme. Hauteur 12,5 mm.
686 à 688. — Mt II. Long. : 76 mm ; 74,5 mm, 688 est brisé.
689 à 691. — Mt III complet et brisés.
692. — Mt IV brisé. Même sujet que 691.
693. — Mt V complet. Long. 77,7 mm.

Source : MNHN, Paris

694 à 698. — Extrémités distales de métapodes.
699 à 704. — Premières phalanges.
705-706. — Deuxièmes phalanges de la patte postérieure.

Ce beau Félin, découvert et signalé à Sansan par Lartet en 1838 sous le nom de *Felis hyaenoides* fut figuré par Blainville (1841, *pl. XVI*) qui le désigna du double nom de *Felis quadridentata* et *Felis tetraodon*. Il figura la mandibule qui sert aujourd'hui de type sous le nom de *F. tetraodon* et deux crânes sous celui de *F. quadridentata*. Ces deux crânes appartenant en fait au petit Machairodus de Sansan, *Sansanosmilus palmidens*, le nom de *tetraodon* aurait dû prévaloir pour plus de clarté mais le terme de *quadridentatus*, repris par Gervais qui fonda sur le Félin de Sansan le genre *Pseudailurus*, a prévalu et il n'y a pas lieu d'y revenir. D'ailleurs Blainville a figuré du petit Machairodus de Sansan une mandibule sous le nom de *Felis palmidens*, de telle sorte qu'en prenant pour type de chacun de ces deux Félins la mandibule, il n'y a aucune ambiguité. Kretzoi, qui a voulu choisir pour type les crânes figurés par Blainville, n'a fait qu'embrouiller la question. C'est au reste le point de vue de Blainville de définir les deux animaux par leur mandibule, comme le laissent assez voir les noms qu'il leur a choisis, *Felis quadridentatus* ou *tetraodon* pour « la mandibule à quatre dents molaires » (P_{3m} + M_1) et *Felis palmidens* pour « la mandibule à dents palmées ». Il n'a fait ensuite qu'attribuer les crânes à l'une ou l'autre espèce, avec beaucoup d'incertitude d'ailleurs puisqu'après les avoir associés à « la mandibule à quatre molaires », il avoue que l'on pourrait très bien, en vertu de la forme allongée de l'alvéole de la canine supérieure, rapporter ces crânes à « la mandibule à dents palmées ».

Enfin, le vieux nom de *hyaenoides* donné par Lartet a été abandonné depuis si longtemps qu'il vaut mieux ne pas le reprendre, d'autant qu'il ne recouvre aucune figuration.

Mandibule. — La mandibule de *Pseudailurus quadridentatus* n'a pas encore été décrite.

Elle se rapproche plus de celle de *Proailurus lemanensis* que de celle des *Felis* actuels. Comparée à celle d'un Félin actuel de même taille, elle est beaucoup moins robuste. Les dents y sont moins fortes et la branche horizontale moins massive. Le bord inférieur suit le même dessin que chez *Proailurus lemanensis*, avec une forte convexité sous P_4 et M_1, et une courbure en sens inverse en arrière. La fosse massétérine est plus profonde que sur un félin actuel de même taille et s'évase largement en lame horizontale à sa partie postéro-inférieure, un peu comme chez les Lions. Une crête horizontale très coupante et très en saillie sépare comme chez *Proailurus lemanensis* la face interne de l'apophyse angulaire en deux parties, l'une regardant vers le bas, l'autre vers le haut. La branche verticale est moins fuyante que chez les *Felis*, mais plus que chez *Proailurus*, et la courbure du bord antérieur rejoint le bord postérieur sans présenter d'angle vif.

Source : MNHN, Paris

Denture inférieure. — Entre la canine et le bord symphysaire l'espace est si réduit que les incisives, au lieu de s'aligner les unes à côté des autres, se suivent presque d'avant en arrière le long de la face interne de la canine. Il semble en avoir été de même chez *Proailurus*. I_3 est beaucoup plus forte que I_1 et I_2.

La canine inférieure est aplatie latéralement et semble avoir été assez longue. Nous n'en possédons malheureusement aucune complète.

Les prémolaires sont au nombre de trois, à savoir P_1, P_3 et P_4. C'est en effet P_2 qui disparaît la première. La première prémolaire restante est bien une P_1, car elle est uniradiculée comme la P_1 de *Proailurus* et l'on verra qu'au maxillaire, c'est aussi la deuxième prémolaire qui disparaît la première. L'importance du diastème existant en avant de P_3 souligne encore ce fait.

Cette P_1 tend déjà à disparaître chez *Pseudailurus quadridentatus*. Sur plusieurs échantillons, son alvéole est déjà cicatrisée et l'état d'usure des autres dents montre que les animaux étaient encore jeunes lorsqu'ils se sont enlisés dans le marécage de Sausau.

P_3 et P_4 sont légèrement plus inclinées vers l'arrière que chez *Felis*.

Sur M_1 le métaconide et le talonide, extrêmement réduits, sont placés dans l'axe du trauebant postérieur de la dent.

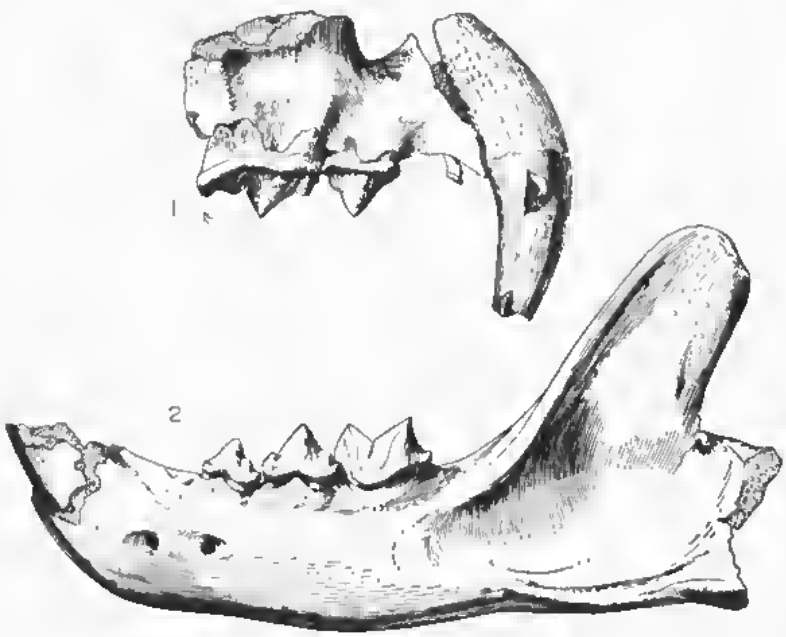


Fig. 57. — *Pseudailurus quadridentatus*. — *1)* Maxillaire droit (603) avec C, P^1, P^{3-4}, face externe. Grandeur naturelle × 5/6 environ ; *2)* Mandibule gauche (602) avec C brisée, P_3-M_1, face externe. Grandeur naturelle × 3/4 environ.

Source : MNHN, Paris

Denture supérieure. — Les incisives supérieures ne diffèrent de celles des *Felis* que par un plus grand allongement de leur couronne. La largeur de I^3 dépasse celle de I^1 et I^2 réunies. I^2 est aiguë, comprimée latéralement et présente en arrière de sa pointe un petit talon formé de deux petits tubercules symétriques. I^3 possède en arrière de sa carène latérale interne une petite pointe accessoire ; sa crête latérale externe est bien marquée.

La canine supérieure est longue, effilée, aplatie latéralement et bien carénée. Elle a une nette tendance machairodontoïde.

P^1 est uniradiculée et réduite à un petit chicot. En arrière se trouvent, sur le seul échantillon bien conservé (Sa 616) deux petites alvéoles d'un diamètre beaucoup plus petit que l'alvéole de P^1. Ces deux alvéoles correspondent évidemment à la P^2 en voie plus avancée de régression. Sur une autre pièce (Sa 603), il semble y avoir à la place deux petites cicatrices. Cette circonstance souligne encore que c'est la seconde prémolaire qui disparaît en premier.

P^3 est forte et élargie à sa base du côté interne. Une fine crête bien saillante descend de la pointe antéro-intérieurement.

P^4 ne diffère de la carnassière supérieure de *Proailurus lemanensis* que par son talon interne beaucoup moins écarté du corps de la dent et ne présentant pas de pointe aiguë, mais un simple mamelon arrondi que coiffe une très faible crête vestigiale semblant descendre de la pointe principale.

M^1 est aussi large que chez *Pr. lemanensis* mais son ornementation est très atténuée. On ne distingue plus qu'un mamelon externe représentant un bourrelet parastylique antérieur, une pointe se dressant au milieu du bord postérieur et reliée à l'avant du mamelon précédent par une petite crête, enfin un protocône en forme de boule à l'extrémité interne de la dent.

Rapports et différences. — *Pseudailurus quadridentatus* est connue du Burdigalien au Tortonien. La forme burdigalienne, pour laquelle Roman et Viret (1934) ont créé la mutation *romieviensis*, est plus petite et la carnassière inférieure possède un protoconide bien plus élevé que le paraconide, et un talonide encore assez proche de celui de *Proailurus*. Les figurations données par Roman et Viret de la mandibule trouvée à La Romieu montrent aussi des prémolaires hautes, étroites et dressées bien verticalement, se rapprochant plus de celles de *Proailurus lemanensis* que de celles du *Pseudailurus quadridentatus* de Sansan. De plus, sur les pièces du Burdigalien de Chevilly qui appartiennent aussi à la mutation *romieviensis*, le métaconide est encore un peu de côté par rapport au plan axial passant par le tranchant postérieur et le petit talonide. Une pièce de Chevilly comprenant un fragment de mandibule montre cependant que déjà non seulement P_2 mais aussi P_1 était tombée, l'alvéole étant complètement cicatrisée.

La forme de l'Helvétien inférieur de Pontlevoy, que Helbing et Stehlin (1925) différencient nettement de celle plus archaïque de Chevilly, semble bien correspondre au *Ps. quadridentatus* de Sansan.

Enfin au Tortonien, une troisième mutation apparaît, *Ps. quadri-*

Source : MNHN, Paris

dentatus mut. *grivensis* Roman et Viret, caractérisée par une carnassière et des prémolaires plus allongées.

On voit que le développement est continu du Burdigalien au Tortonien.

Ps. quadridentatus se continue, d'après J. Viret, par le *Metailurus* du Pontien de Chine dont il possède la canine supérieure droite, longue et dépourvue de sillon latéral, ainsi que la P^3 et la P^4 plus allongées que chez les *Felis*, qui dériveraient des petits *Pseudailurus* miocènes *Ps. lorteti* et *Ps. turnauensis*. La forme de la mandibule va dans le sens de cette hypothèse. En effet, la mandibule de *Ps. quadridentatus*, avec son bord inférieur convexe au milieu et concave à l'arrière, sa fosse massétérine très profonde et descendant jusqu'au bord inférieur le long duquel elle s'étale transversalement, sa branche montante au profil régulièrement arrondi, se rapproche de la mandibule de *Metailurus* et s'éloigne de celle des *Felis*.

Vertèbres. — Une dixième vertèbre dorsale et une cinquième (ou sixième) vertèbre lombaire conservées de *Ps. quadridentatus* sont identiques aux vertèbres correspondantes du Puma, dont elles ont la taille, l'allongement, les proportions, l'aspect grêle et élancé.

Sur la vertèbre dorsale, les apophyses transverses sont cependant plus ramassées le long du corps vertébral et la surface articulaire costale supérieure se trouve sur une petite lame mince subverticale bien détachée au bas de l'apophyse transverse.

La vertèbre lombaire possède une forte carène inférieure médiane et deux tubercules latéraux symétriques à l'arrière de la face inférieure, qui ne se retrouvent pas chez le Puma.

Une vertèbre caudale, appartenant au squelette presque entier, est curieusement courte par rapport à son épaisseur et son manque d'ornementation. Elle indique une queue bien plus courte que celle de *Felis concolor* et rappelle celle du Lynx.

Humérus. — L'humérus de *Ps. quadridentatus* diffère peu de celui du Puma. Il est surtout plus court, plus trapu, son empreinte deltoïdienne descend bien plus bas et sa diaphyse est plus épaisse. Les insertions musculaires y sont aussi un peu plus fortement marquées, la *Crista supinatoria* est plus importante et se soulève en arrière, rappelant beaucoup celle du Lynx. L'arcade entépicondylienne est un peu plus épaisse et s'attache distalement plus en arrière que chez le Puma. Le condyle articulaire distal et l'épitrochlée sont plus allongés, la cavité olécranienne moins profonde. Tous ces caractères de l'humérus de *Ps. quadridentatus* se retrouvent chez *Proailurus lemanensis*.

Radius. — Le radius est aussi plus court et plus trapu que celui du Puma. La surface articulaire proximale en est plus grande et le contour de cette surface, au lieu d'être arrondi comme chez le Puma, présente un bord postérieur et un bord externe droits, se recoupant par un angle à très large arrondi. La surface interosseuse est plus longue. Sur la face

Source : MNHN, Paris

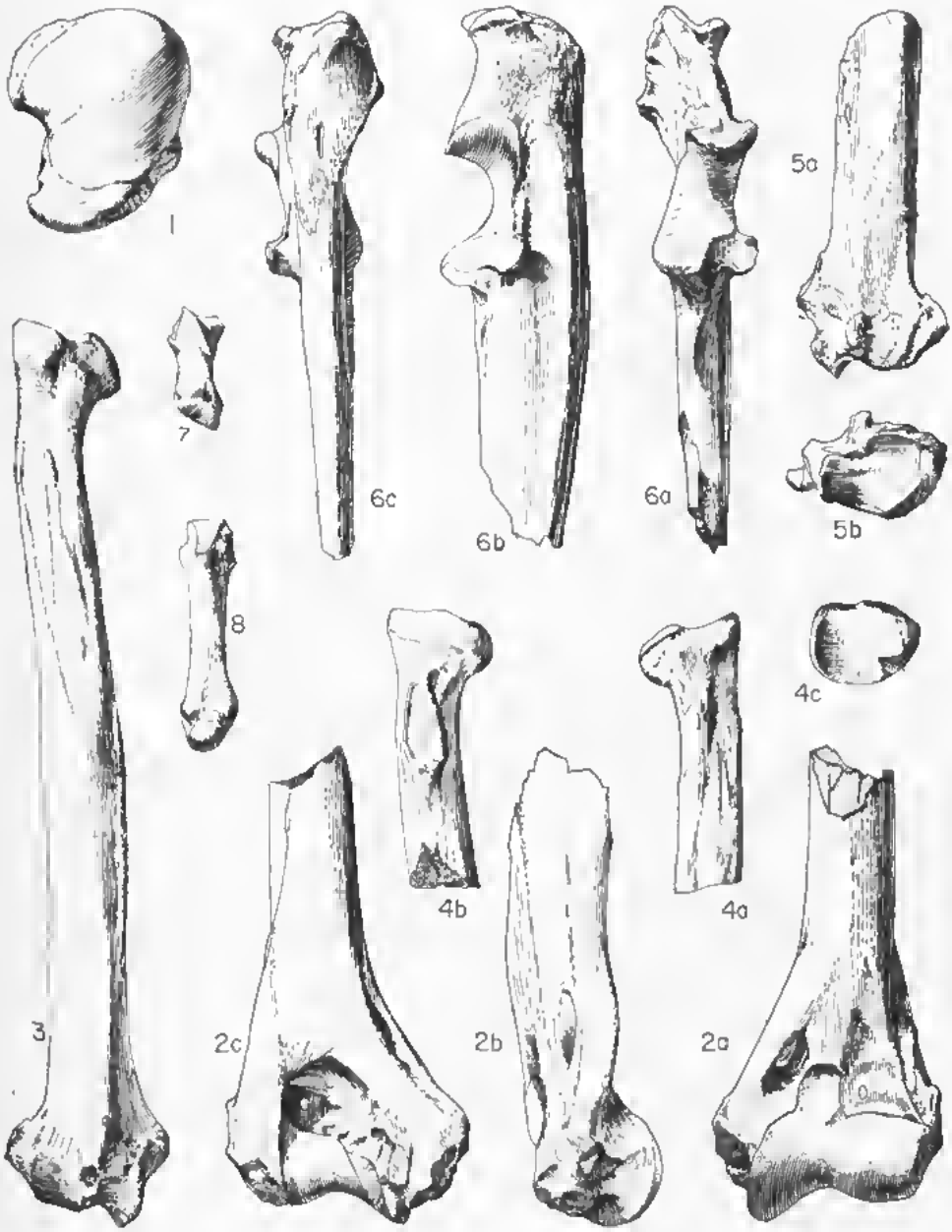


Fig. 58. — *Pseudailurus quadridentatus.* — *1)* Humérus gauche (626), face supérieure ; *2)* Humérus gauche (627), moitié distale : a, face antérieure ; b, face interne ; c, face postérieure ; *3)* Radius droit (659), face antérieure ; *4)* Radius gauche (629), extrémité proximale : a, face antérieure ; b, face postérieure ; c, face supérieure ; *5)* Radius gauche (629), extrémité distale : a, face antérieure ; b, face inférieure ; *6)* Cubitus gauche (628), moitié proximale : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face postérieure ; *7)* Premier métacarpien gauche (671), face antérieure ; *8)* Cinquième métacarpien gauche (638), face antérieure. (Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

postérieure, l'aire d'insertion du Perforant est à peine indiquée. A la partie distale, la diaphyse est plus étroite et plus épaisse dans le sens antéro-postérieur. Le tubercule qui, au bas de la face antérieure, sépare les gouttières pour les Radiaux et l'Extenseur externe des doigts est plus médian. Sous le tubercule d'insertion du Long Supinateur la gouttière pour l'Extenseur oblique du métacarpe est beaucoup plus large. La surface articulaire avec le carpe est plus allongée dans le sens antéro-postérieur.

Cubitus. — Le cubitus est fort semblable à celui de *Proailurus lemanensis*. La tubérosité antéro-externe du sommet de l'olécrâne, sur laquelle s'insère le Vaste interne, est plus haute que la tubérosité antéro-interne et le dos de l'olécrâne est large et plat, rappelant plus le Jaguar que le Puma.

Magnum. — Ce magnum est très proche, par la taille et la forme, de celui du Puma. Il est cependant plus allongé, sa surface d'articulation avec le Mc III est creuse, tandis que celle destinée au Mc IV est plus large. Ces derniers caractères se rapprochent de ceux de la Panthère.

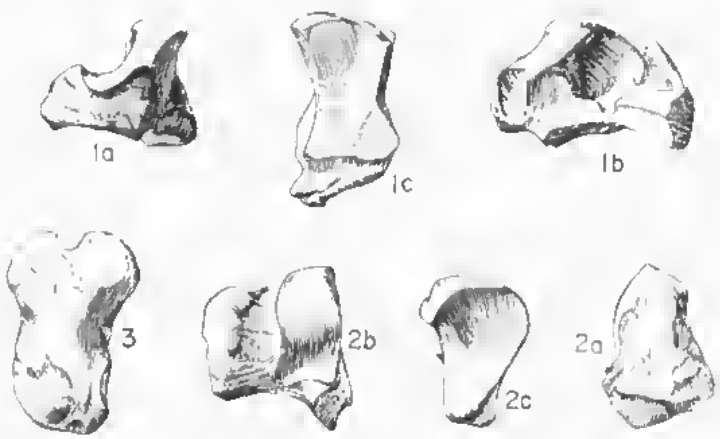


FIG. 59. — *Pseudailurus quadridentatus.* — *1)* Magnum gauche (631) : a, face antérieure ; b, face interne ; c, face inférieure ; *2)* Unciforme droit (632) : a, face antérieure ; b, face externe ; c, face inférieure ; *3)* Première phalange (639) du premier doigt de la patte antérieure droite, face antérieure. Grandeur naturelle : 1/3.

Unciforme. — L'unciforme est au contraire un peu plus court que celui du Puma, légèrement plus large et moins haut.

Pisiforme. — Cet os est plus court que chez le Puma et se rapproche davantage de ceux du Jaguar et du Lynx. La surface articulaire avec le pyramidal est cependant plus allongée et celle pour le cubitus plus réduite que chez ces deux derniers Félins.

Source : MNHN, Paris

Métacarpiens. — Les métacarpiens sont remarquables par leur brièveté et ne trouvent en ce sens aucun analogue parmi les Félins actuels. Leur morphologie est cependant la même que chez ceux-ci. Seul Mc I est un peu moins déformé et peut-être un peu plus long que chez *Felis*. La surface articulaire distale de ce Mc I n'est pas déprimée mais en portion de cylindre.

FIG. 60. — *Pseudailurus quadridentatus.* — Deuxième, troisième et quatrième métacarpiens droits (633, 634, 635) en connexion, face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Phalanges. — La première phalange du pouce est exactement bâtie sur le type de celle des Félins modernes et correspond bien, jointe au Mc I précédent, à un premier doigt très réduit.

Les premières phalanges des autres doigts de la patte antérieure sont légèrement plus courts que celles du Puma et du Lynx.

Les secondes phalanges de la patte antérieure sont par contre presque aussi allongées et de même forme que chez le Puma. Elles correspondent à des griffes rétractiles.

Une phalangette isolée, identique à celles du Puma, confirme ce dernier caractère.

Bassin. — Ce bassin ressemble beaucoup à celui du Puma par sa morphologie, sa minceur, sa gracilité et la force de ses insertions musculaires ; il est seulement bien plus court.

L'épine iliaque postéro-supérieure est plus nette que chez le Puma et le tubercule d'insertion du *Rectus femoris*, ou Droit antérieur de la cuisse, est plus fort.

Le bassin de *Proailurus lemanensis* est moins ressemblant. La fosse iliaque y est beaucoup plus profonde et les insertions du Quatrième Fessier et du Droit antérieur de la cuisse beaucoup plus fortes, celle de l'Iliaque plus large et nettement délimitée sur un petit plateau regardant vers le bas, toutes dispositions servant à distinguer le bassin du Jaguar de celui du Puma.

Fémur. — Le fémur présente un col plus long et resserré que celui des *Felis* mais bien plus court que celui de *Proailurus*. La fosse digitale est

Source : MNHN, Paris

très différente de celle de *Proailurus* et rappelle celle du Jaguar. Elle est profonde mais creusée en puits et dominée du côté externe par un petit plateau qui s'étend jusqu'au deuxième trochanter et un petit tubercule en faible saillie du côté du col. La face antérieure est plane comme chez *Proailurus* et le premier trochanter ne s'avance pas en avant comme chez le Jaguar.

Tibia. — L'extrémité distale du tibia du *Pseudailurus quadridentatus* ne diffère pas de celle des *Felis*.

Astragale. — L'astragale est bien du type *Felis*. La trochlée en a la profondeur et la dissymétrie, le col est allongé mais la tête présente une surface articulaire naviculaire plus large et plus allongée transversalement. La surface calcanéenne antérieure est reliée à la facette naviculaire par une petite bride en relief et placée non du côté interne du col comme chez les *Felis*, mais du côté externe.

Calcanéum. — Le calcanéum de *Pseudailurus quadridentatus* est beaucoup plus allongé que celui de *Proailurus lemanensis* et est très semblable à celui du Lynx. Sur la face externe, la Chair carrée de Sylvius ou Accessoire du Perforant a laissé une forte empreinte en forme de fosse. Sur *Proailurus* et *Felis*, cette empreinte n'existe pas.

Troisième cunéiforme. — Cet os est identique à celui du Lynx et du Puma, sauf par son apophyse postérieure qui est moins longue, plus droite et non inclinée vers le bas.

J'ai ramassé à Coderet un troisième cunéiforme de *Proailurus lemanensis* qui, à la taille près, est identique à celui de *Pseudailurus*.

Métatarsiens. — Comme les métacarpiens, les métatarsiens ne se différencient de ceux des Félins actuels que par leur brièveté mais restent beaucoup plus longs que ceux de *Proailurus lemanensis*.

Phalanges. — Par contre les secondes phalanges du membre postérieur paraissent un peu plus longues que chez le Puma.

Biologie. — *Pseudailurus quadridentatus* apparaît comme un Félin fort comparable au Puma par la taille, la finesse musculaire et l'allongement du corps. Ses membres sont cependant plus courts, ainsi que sa queue qui atteint à peine la longueur de celle du Lynx.

Par rapport à *Proailurus lemanensis*, l'allongement de l'humérus, du radius et du calcanéum reflète une évolution conduisant à une marche digitigrade. Une seule contre-indication, l'Accessoire du Perforant est beaucoup plus important sur *Pseudailurus* que sur *Proailurus*. Ce fait demeure inexpliqué.

La profondeur de la poulie astragalienne, le resserrement de la courbe de la surface astragalienne supérieure du calcanéum, l'allongement du *Corpus calcanei* en arrière de cette surface, l'extrême réduction du premier doigt de la patte antérieure caractérisent déjà un animal digitigrade. La

Source : MNHN, Paris

Fig. 61. — *Pseudaiurus quadridentatus.* — *1)* Vertèbre caudale (653), face latérale droite ; *2)* Bassin (641) côté droit, face externe ; *3)* Astragale droit (707) : a, face supérieure ; b, face inférieure ; c, face antérieure ; *4)* Calcanéum gauche (682) : a, face antérieure ; b, face supérieure ; c, face externe ; *5)* Troisième cunéiforme droit (685) : a, face supérieure ; b, face interne ; *6)* Deuxième métatarsien droit (686), face antérieure ; *7)* Troisième métatarsien droit (642), face antérieure ; *8)* Quatrième métatarsien droit (643), face antérieure ; *9)* Cinquième métatarsien droit (693), face antérieure ; *10), 11), 12)* Premières phalanges (645, 647, 648), faces antérieures ; *13)* Seconde phalange (651) du cinquième doigt de la patte antérieure droite, face antérieure ; *14)* Seconde phalange droite (650) du cinquième doigt de la patte postérieure, face antérieure ; *15)* Phalange unguéale (652), face latérale. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

brièveté des os des membres et des métapodes indique cependant que *Pseudailurus quadridentatus* n'était pas capable de bonds aussi longs et aussi puissants que le Puma.

Pseudailurus (**Schizailurus**) **lorteti** Gaillard

(Pl. XII, fig. 5 à 8)

720. — Fragment de maxillaire avec P^3 P^4 M^1. Long. P^4 : 16,4 mm.
721. — Fragment de mandibule avec C brisée, P_3 P_4. Long. P_3P_4 : 20,5 mm.
722-723. — Canines supérieures.
724-726. — Canines inférieures.
727. — Humérus, extrémité proximale.
728 à 730. — Radius, extrémités proximales.
731 à 733. — Radius, extrémités distales.
734. — Cubitus, fragment d'olécrâne.
735. — Mc II.
736. — Mc III, moitié proximale.
737. — Mc IV, extrémité proximale.
738. — Fémur gauche, extrémités proximale et distale.
739-740. — Tibia droit, extrémités proximale et distale. Même sujet que le fémur précédent.
741-742. — Tibia, extrémité et moitié distales.
743. — Astragale. Long. : 26,8 mm.
744 à 747. — Calcanéums. Long. : 41,5 mm ; (42 mm) ; 49 mm ; (50 mm).
749. — Mt II, extrémité distale.
750 à 752. — Premières phalanges.
753-754 et 717 à 719. — Secondes phalanges.

Pseudailurus lorteti, espèce décrite par Gaillard en 1899 sur des documents de La Grive, n'avait pas encore été signalé à Sansan.

Ce Félin, dont les petits individus ont la taille de *Felis caracal*, n'est pas la simple réduction du *Ps. quadridentatus* et J. Viret (1951) a créé pour lui le sous-genre *Schizailurus*. En effet, les caractères machairodontoïdes qui caractérisaient *Ps. quadridentatus* ne se retrouvent pas sur *Ps. lorleti* qui a des canines supérieures plus courtes et moins plates, davantage dans la lignée des *Felis*. L'arête antéro-interne de cette canine est aussi plus reculée et moins aiguë, tandis que la carnassière supérieure est un peu plus courte.

J'attribue à ce carnassier une mandibule et un maxillaire que j'ai pu comparer à des pièces du Muséum de Lyon provenant de La Grive Saint-Alban, très aimablement prêtées par M. Viret et qui se sont revélées très semblables.

Ces pièces de *Ps. lorleti*, et particulièrement celles de Sansan, présentent certains traits archaïques qui les éloignent de *Ps. quadridentatus* et les rapprochent de *Proailurus*. Les prémolaires inférieures sont en effet

Source : MNHN, Paris

presque aussi larges à l'avant qu'à l'arrière. La P_4 de l'échantillon de Sansan se dresse verticalement et possède une pointe accessoire antérieure encore bien développée, non rejetée du côté interne et à bord antérieur vertical, comme chez *Proailurus*. La P_4 du *Ps. lorteti* de La Grive est par contre semblable à celle de *Ps. quadridentatus*. Au maxillaire, P^3 présente une pointe principale plus haute et plus aiguë, tant sur l'échantillon de Sansan que sur ceux de La Grive, mais surtout P^4 possède un talon interne fort, pointu, isolé et plus éloigné du reste de la dent que chez *Ps. quadridentatus* où il se dégage peu et mal de la longue crête qui descend du protocône. Le parastyle est aussi plus médian et d'une plus grande importance. M^1, bien que déjà raccourcie, conserve le contour allongé dans le sens transversal de la tuberculeuse de *Pr. lemanensis*. Le

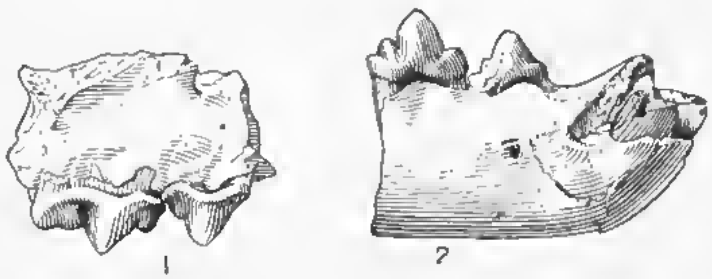


Fig. 62. — *Pseudailurus lorteti*. — *1)* Fragment de maxillaire droit (720) avec P^3-P^4, M^1, face externe (M^1 cachée) ; Grandeur naturelle ; 2) Fragment de mandibule droite (721) avec P_3-P_4, face externe. Grandeur naturelle × 11/10.

paracône en mamelon est relié par une petite crête à un métacône saillant et tranchant. En arrière de ce métacône se trouve une petite pointe accessoire qui forme une petite avancée rompant en son milieu le bord postérieur rectiligne de la dent. Enfin le protocône exilé du côté interne est séparé du reste de la dent par une cupule profonde.

Les canines supérieures sont courtes et larges.

Sur la canine inférieure plus épaisse et moins haute dans le sens antéro-postérieur que la canine de *Ps. quadridentatus*, on repère encore à un petit ressaut presque effacé l'homologue de la crête qui saillait au milieu de la face externe de la canine de *Proailurus*. La carène antéro-interne est aussi plus en arrière que sur la grande espèce de Sansan et se soulève au-dessus d'un léger sillon basilaire, comme chez *Proailurus*.

Squelette. — Par son squelette le *Ps. lorteti* de Sansan est bien le modèle réduit du *Ps. quadridentatus*. Parmi les os que nous possédons, l'humérus, le radius, l'astragale, le calcanéum sont identiques à ceux de *Ps. quadridentatus* et nettement différents de *Proailurus*.

Le cubitus présente cependant une disposition intermédiaire, avec une gouttière supérieure pour le tendon de l'Anconé profond plus longue que chez *Pr. lemanensis* et plus courte que chez *Ps. quadridentatus*. La partie

Source : MNHN, Paris

antérieure de l'olécrâne est épaisse comme chez *Pr. lemaneusis* alors que chez *Ps. quadridentatus* elle est très amincie.

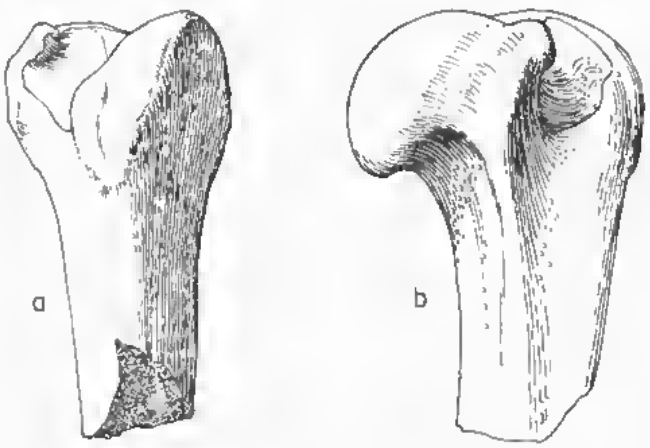


FIG. 63. — *Pseudailurus lorleti*. — Humérus gauche (727), partie proximale : a, face antérieure ; b, face interne. Grandeur naturelle.

Le fémur est chez *Ps. lorleti* bien semblable à ceux de nos Félins actuels. Comme chez ceux-ci et à la différence de *Proailurus*, le col est court, la fosse digitale profonde et creusée nettement en puits au pied du petit plateau qui s'étend du grand trochanter à la surface d'insertion du Carré Crural, les deux condyles distaux sont bien espacés. Par contre, comme chez le fossile aquitanien, le troisième trochanter, sur lequel s'insèrent le Psoas et l'Iliaque, est particulièrement développé.

Sur le tibia, on notera la largeur particulière de l'aire d'insertion du ligament rotulien, un peu comme chez *Proailurus lemanensis*, l'importance de la surface d'insertion du muscle Tibial postérieur par rapport à celle de nos *Felis*, enfin la profondeur de la gorge où vient coulisser la partie interne de la poulie de l'astragale, ici à peine plus creusée que chez *Pr. lemanensis*, et beaucoup moins que chez nos actuels Félidés.

Mc II, le seul métapode entier que nous possédions, est plus allongé proportionnellement à sa taille que chez *Proailurus lemanensis* et plus grêle que chez *Ps. quadridentatus*. J. Viret a aussi signalé ce dernier caractère sur le *Ps. lorleti* de La Grive.

Rapport et différences. — Par la perte d'une prémolaire antérieure, par les caractères de ses membres et l'acquisition d'un mode de déplacement digitigrade, *Ps. lorleti* a évolué dans le même sens et à la même vitesse que *Ps. quadridentatus* dont il se sépare par son anatomie dentaire qui est demeurée en retard et encore très proche de celle de *Proailurus lemanensis*.

Dans les horizons plus élevés, tandis que *Pseudailurus quadridentatus* évolue, ainsi que l'a montré Viret, vers le genre *Metailurus*, *Pseudailurus lorleti* conserve toujours ses canines plus petites et rien ne semble s'opposer

Source : MNHN, Paris

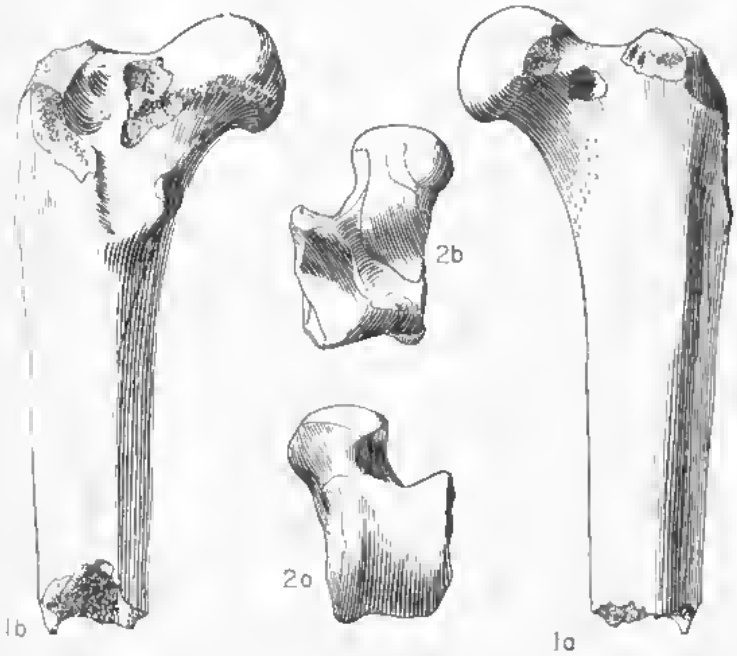


FIG. 64. — *Pseudailurus lorteti*. — *1)* Fémur gauche (738), moitié proximale ; a, face antérieure ; b, face postérieure ; *2)* Astragale droit (743) ; a, face supérieure,; b, face inférieure. Grandeur naturelle.

à faire dériver de lui le genre *Felis*. Mais le genre *Pseudailurus* est aussi répandu géographiquement au Miocène que les *Felis* aujourd'hui. On le connaît non seulement en Europe mais en Asie, en Afrique et en Amérique. Aussi il me semble que les différentes espèces de *Felis* ont dû sortir simultanément de différentes variétés de *Pseudailurus*, en des points variés du globe. En Europe, la faible marge de taille et de morphologie qui sépare le Lynx de *Pseudailurus lorteti* s'accorde avec la lenteur de l'évolution de celui-ci, mesurable par le maigre écart qui le sépare de *Proailurus*. Je verrai ainsi une évolution sur place, observable depuis l'Oligocène et allant d'*Haplogale* au plus grand Félin européen actuel.

En dehors de Sansan et de La Grive, *Ps. lorteti* est connu dans l'Helvétien inférieur de Pontlevoy (un calcanéum du Muséum de Paris) et dans le Burdigalien d'Artenay (deux humérus et un cubitus, fort incomplets, du Muséum de Paris) et de Sant Cujat, dans le Vallès-Penedès. Par ailleurs, de La Romieu, Roman et Viret ont figuré sous le nom de *Ps. quadridentatus* un calcanéum qui conviendrait mieux pour sa taille à *Ps. lorteti*. L'espèce a été enfin signalé à Neudorf mais sa taille, un peu forte, laisse planer un doute sur la détermination spécifique.

Source : MNHN, Paris

Sous-famille des Nimravinae

Tribu des Eusmilini

Sansanosmilus palmidens Blainville

(Pl. XII, fig. 9 à 13 ; pl. XIII à XV)

Felis meganterеon ? Lartet. Catalogue manuscrit.
Phoque ou Guépard de Saosao. Blainville (1837, C.R.A.C.)
Felis palmidens Blainville (1841, p. 157, *pl. XVII*).
Felis palmidens Blainville. Lartet (1851, p. 19).
Machairodus palmidens Blainville, Gervais (1859, p. 231 ; 1876, *pl. XII*).
Machairodus palmidens Blainville, Filhol (1891, p. 47, *pl. II* et *III*).
Sansanosmilus palmidens Blainville, Kretzoi (1929, p. 1307).
Ailuromachairodus quadridentatus Blainville, Kretzoi (1929, p. 1319).
Pseudailurus quadridentatus Blainville, Kretzoi (1938, p. 106).

451. — Crâne complet, avec I^3 P^4 M^1 droites, P^4 gauche. Fig. Blainville (1841, *pl. XV, F. quadridentata*, pièce du bas, la plus complète), Filhol (1891, *pl. II* et *III*). Type d'*Ailuromachairodus quadridentus*. Kretzoi (1929).
452. — Crâne complet.
470 à 472. — Crânes brisés très incomplets.
469. — Bloc avec deux fragments de maxillaire avec leur P^4.
464 à 467. — Cavités supérieures brisées. 464 fig. Gervais (1876, *pl. XII, fig.* 1)
468. — P^4 complète. Fig. Gervais (1876, *pl. XII*, fig. 3).
453. — Mandibule brisée en arrière de P_4, avec P_3 P_4. Type de *Felis palmidens* Blainville. Fig. Blainville (1841, *pl. XVII*). Type de *Sansanosmilus palmidens* Bl. Kretzoi.
454. — Mandibule incomplète avec P_4 M_1.
455. — Mandibule incomplète avec M_1 brisée. Fig. Gervais (1876, *pl. XII, fig.* 5).
456. — Mandibule incomplète en arrière de P_4, avec P_4. Fig. Gervais (1876, *p. XII, fig.* 4 et 6).
457. — Mandibule édentée, brisée au niveau de P_4.
458. — Fragment de mandibule avec P_4 M_1. Long. P_4 : 16,8. mm
462. — Canine inférieure.
459-460. — M_1 complètes. 459 fig. Gervais (1876, *pl. XII, fig.* 7).
461. — M_1 brisée.
463. — I^3 gauche. Cette dent provient peut-être de Simorre, ainsi que 462.
595. — Atlas, fragment.
524. — Dixième vertèbre dorsale.
525. — Première vertèbre lombaire.
526. — Dernière ou avant-dernière vertèbre lombaire.
529. — Vertèbre lombaire.
527-530. — Sacrums.
473 à 478. — Omoplates brisées.
479. — Humérus privé de sa tête articulaire proximale. Plus grande largeur de l'extrémité distale ; 51,7 mm.

Source : MNHN, Paris

480-481. — Humérus, extrémités proximales.
482. — Humérus, extrémité distale. Plus grande largeur : 55,1 mm. Même sujet que 481.
483 à 485. — Humérus, fragments. 481 et 185 proviennent du même sujet.
486 à 496. — Radius, extrémités proximales.
600. — Radius, extrémité proximale anormale.
497 à 499. — Radius, extrémités distales.
500. — Cubitus privé de son extrémité distale.
501 à 509. — Cubitus, extrémités proximales plus ou moins incomplètes.
510-511. — Cubitus, fragments.
512. — Cubitus, partie distale.
513-514. — Mc II. Long. de 513 : 11,8 mm.
515. — Mc III. Long. : 51,9 mm.
516 à 519. — Mc IV. Long. de 517 : 48,7 mm.
520 à 522. — Mc V. Long. de 521 : 37,1 mm.
523. — Première phalange du pouce. Long. : 26,9 mm.
528. — Bassin, côté droit.
531 à 533. — Bassins, fragments.
534. — Fémur privé de son extrémité distale.
535. — Fémur, extrémité proximale. Même sujet que 529, 530 et 531 ?
536-537. — Fémurs, extrémités proximales brisées.
538. — Fémur, grand trochanter.
539-540-590 à 594. — Fémurs, extrémités distales.
541-542. — Tibias. Long. : 190,7 mm et 180,3 mm.
543-544. — Tibias, extrémités proximales.
545. — Tibia, fragment médian.
546 à 555. — Tibias, extrémités distales.
556. — Péroné, extrémité distale. Même sujet vraisemblablement que 555.
557. — Astragale.
558 à 562. — Calcanéums. Long. de 560 : 54 mm.
563. — Naviculaire.
564. — Troisième cunéiforme.
565. — Mt II.
566 à 568. — Mt III.
569. — Mt IV.
570 à 574. — Mt V. Long. de 571 : 51,4 mm.
575 à 577. — Extrémités distales de métapodes.
578 à 585. — Premières phalanges.
586 à 588. — Secondes phalanges.
589. — Phalange unguéale.

Ce petit Machairodonte, si bien représenté à Sansan, n'a pas encore été signalé avec certitude dans d'autres gisements.

L'espèce fut établie par Blainville en 1811 sur une portion antérieure de mandibule portant encore P_3 et P_4. Sur cette même mandibule (Blainville, Ostéographie, genre *Felis, Pl. XVII)*, Kretzoi a créé le genre *Sansanosmilus*, genre dont il écarta les deux crânes figurés par Blainville (Ostéographie, g. *Felis, Pl. XV*), pour établir un autre genre, *Ailuromachairodus*. Puis, quelques années plus tard (1938), il prit des deux mêmes crânes pour type de *Pseudailurus quadridentatus* et créa pour l'animal que l'unanimité des Paléontologistes appellent *Pseudailurus* le

Source : MNHN, Paris

genre *Sansanailurus* Kretzoi. Mais les crânes figurés par Blainville appartiennent bien au même animal que la « mandibule à dents palmées », ainsi que s'en sont fort bien rendu compte tous les auteurs ayant eu les pièces entre les mains, y compris Blainville, comme je l'ai dit plus haut et il n'y a à Sansan qu'un seul Machairodonte.

Sansanosmilus palmidens est une forme rare. Sa présence a juste été signalée, et avec doute, dans le falun de Pontlevoy par Stehlin et Helbing (1925, p. 61). Elle existe cependant aussi à Steinheim d'où Fraas (1885, *pl. IV, fig. 2*) a figuré, sous le nom d'*Hyaenictis germanica*, une carnassière supérieure en parfait état de conservation et absolument superposable aux plus beaux échantillons de Sansan. Par contre les pièces des Siwaliks rapportées par Pilgrim à *Sansanosmilus* n'appartiennent certainement pas à ce genre.

A côté de *Sansanosmilus palmidens*, les Félins à longue canine supérieure sont représentés dans le Vindobonien européen par la forme de La Grive, *Albanosmilus jourdani*. Cette espèce est maintenant bien connue depuis que J. de Villalta et M. Crusafont (1943) en ont fait connaître la presque totalité de la dentition, provenant du Vindobonien de San Quirico, dans le Vallès-Penedès. Outre sa taille plus considérable, elle diffère de l'espèce de Sansan par son I^3 moins recourbée, sa canine supérieure considérablement plus développée en hauteur et aussi plus allongée dans le sens antéro-postérieur, sa P^4 à racine antérieure plus couchée en avant, sa M^1 plus réduite, sa canine inférieure un peu plus courte, sa P_3 et sa P_4 perdant leur allure palmée par réduction du lobe antérieur. La carnassière inférieure présente chez la forme de San Quirico un protoconide bien plus allongé que le paraconide, comme chez *Sansanosmilus palmidens*, tandis que sur l'échantillon de La Grive les deux lobes sont beaucoup moins inégaux. Ces variations entre les dents de La Grive et de San Quirico sont d'ailleurs sans grande importance, les M_1 de Sansan présentant entre elles aussi quelques inégalités. Il semble, sur le matériel de Sansan, que ce soit les grands échantillons sur lesquels le paraconide est le plus important. Ce caractère aurait donc peut-être une valeur progressive. Il apparaît d'ailleurs qu'entre la forme helvétienne et la forme tortonienne les différences vont dans le même sens : augmentation de la taille, canine supérieure plus importante, régression discrète des prémolaires et de M^1. Je verrai donc volontiers en *Sansanosmilus palmidens* l'ancêtre, au moins morphologique, de l'espèce *jourdani*. Les différences sont cependant trop faibles pour justifier une coupure générique.

Crâne. — Le crâne de *Sansanosmilus palmidens* présente l'allongement et la faible capacité cérébrale des crânes des Félins à canines supérieures cultriformes. Ses dimensions sont celles d'un fort *Hoplophoneus primaevus*.

La face est longue et large. Le bord incisif est rectiligne et les nasaux sont larges et épais. La région naso-frontale est plate, comme chez *Hoplophoneus*, tandis que chez *Eusmilus* le front est bombé au niveau de la suture naso-frontale. Le foramen infra-orbitaire est grand et l'arcade zygomatique mince et haute.

Source : MNHN, Paris

Le pariétal recouvre une cavité crânienne d'une surface comparable à celle d'*Hoplophoneus*. La crête sagittale, dans sa partie postérieure, et les deux crêtes lambdoïdales sont très développées, indiquant un muscle Temporal particulièrement puissant.

L'apophyse glénoïde descend bien au-dessus du plan du plancher du crâne. L'apophyse mastoïde est plus courte que chez *Eusmilus bidentatus*, mais identique à celle d'*Hoplophoneus primaevus*. A l'extrémité et sur le long de la crête externe de cette apophyse, les surfaces d'insertion des muscles Cléïdo-mastoïdiens et Sterno-mastoïdiens sont exactement les mêmes que chez *Hoplophoneus primaevus*. L'apophyse para-occipitale occupe la même position que chez ce dernier mais est beaucoup plus petite.

A la face inférieure, le palais est large et en arrière des incisives les deux bords alvéolaires droit et gauche, prolongés par la ligne des arcades zygomatiques, forment entre eux un V très ouvert. Les orifices palatins antérieurs, ou trous incisifs, sont énormes. Les orifices palatins postérieurs s'ouvrent comme chez les Eusmilinicns sur l'os maxillaire, plus en arrière, Au contraire, chez les Félins actuels comme chez *Proailurus lemanensis*. ainsi que chez les grands Machairodontes récents *(Megantereon nihowanensis, Smilodon coliformicus)*, les orifices palatins postérieurs s'ouvrent encore plus en arrière, sur l'os palatin même. La lame horizontale des os palatins s'arrête à la hauteur du bord postérieur des carnassières, comme chez *Eusmilus*, *Hoplophoneus* et *Dinictis*, tandis qu'elle se poursuit bien plus en arrière au-dessous de la fosse interptérygoïdienne chez les *Felis* et les grands Machairodontes récents.

Le trou post-glénoïdien semble obturé et le trou auditif externe est largement ouvert.

S. palmidens possède un canal de l'alisphénoïde mais ce canal ne débouche pas comme chez *Eusmilus bidentatus* dans une fossette commune avec le trou ovale.

La bulle auditive est ossifiée, volumineuse et descend bien au-dessous du niveau de l'apophyse mastoïde tandis que chez les Machairodontiniens elle est plate, ramassée sur elle-même et, vue en *norma lateralis*, cachée presque entièrement par l'apophyse mastoïde. Comme chez *Dinictis*, *Hoplophoneus* et *Eusmilus*, les deux bulles sont très rapprochées l'une de l'autre et ne dépassent pas en arrière le niveau du trou déchiré postérieur.

La surface de contact de la bulle auditive et du basisphénoïde n'est pas verticale comme chez *Eusmilus bidentatus* mais horizontale comme chez *Felis*, de telle sorte que le rocher se trouve très éloigné du bord interne de la bulle auditive. Mais tandis que chez *Felis* cette lame horizontale du basisphénoïde ne touche au rocher qu'à son apex tourné vers l'intérieur, chez *Sansanosmilus palmidens* le rocher entre en contact avec le basisphénoïde sur toute sa longueur, comme chez *Eusmilus bidentatus*. Cette lame horizontale du basisphénoïde est cependant échancrée en son milieu par une ouverture ovale. La paroi supérieure de la bulle auditive ne vient que doubler cette liaison.

Sur un de nos échantillons, la partie antérieure de la bulle auditive

Source : MNHN, Paris

est visible intérieurement. On y observe une division en deux chambres superposées.

La carotide interne pénètre dans le crâne par le trou déchiré postérieur comme chez les *Felis*. Le canal carotidien n'est pas creusé sur la paroi externe du basisphénoïde comme chez *Eusmilus* mais se loge comme chez *Felis* sur la face endocranienne de ce basisphénoïde. Puis, au lieu de longer le bord du basisphénoïde et d'occuper l'espace qui sépare celui-ci du rocher sur toute la longueur de ce dernier, il se dirige obliquement vers le plan sagittal du crâne qu'il atteint à un niveau à peine antérieur au trou auditif interne, en creusant une large gouttière dans le basisphénoïde.

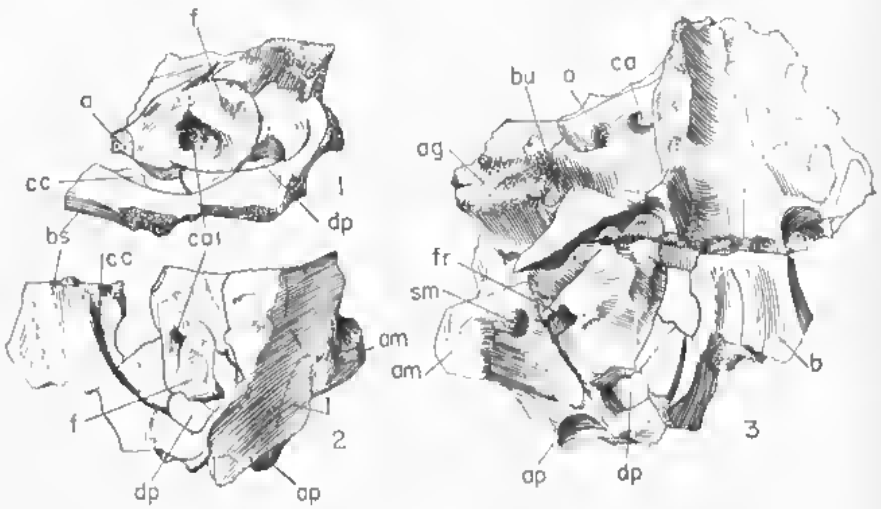


FIG. 65. — *Sonsanosmilos palmidens*. — Région mastoïdienne (472) : 1, face interne ; 2, face supérieure ; 3, face inférieure.
a, apex du rocher ; *ag*, apophyse glénoïde brisée ; *am*, apophyse mastoïde ; *ap*, apophyse para-occipitale ; *b*, *bs*, basisphénoïde, *bo*, paroi antérieure, brisée, de la bulle auditive ; *ca*, canal de l'alisphénoïde ; *coi*, conduit auditif interne ; *cc*, canal carotidien ; *dp*, trou déchiré postérieur ; *f*, fosse floccculaire ; *fr*, fenêtre ronde ; *o*, trou ovale ; *sm*, foramen stylomastoïdien ; *t*, face externe du temporal. Grandeur naturelle.

Le trou déchiré postérieur et le trou condylien sont bien indépendants l'un de l'autre.

Au côté interne de l'apophyse mastoïde le canal stylomastoïdien a la même position que chez *Eusmilus bidentatus*.

Sur la face inférieure du rocher, le promontoire qui domine la fenêtre ronde et abrite la rampe vestibulaire forme une éminence allongée et en fort relief.

A la face interne du rocher, le trou auditif interne et l'Aqueduc de Fallope s'ouvrent au fond d'une même fossette commune très large et située tout près du bord interne du rocher. Le bord supérieur et le bord

Source : MNHN, Paris

antérieur de cette fosse, aigus et rectilignes, surplombent l'Aqueduc de Fallope par un petit à-pic brutal et se recoupent à angle droit. Au-dessus, la fosse flocculaire occupe toute la partie supérieure de la face interne du rocher, sur laquelle elle s'allonge en une large gouttière peu profonde. Toutes ces dispositions de la face interne du rocher se retrouvent chez *Eusmilus bidentatus* et sont profondément différentes de celles de *Felis*.

Endocrâne. — Diverses portions de crânes brisés m'ont permis d'étudier l'endocrâne de *Sansanosmilus palmidens*. Il y a en particulier les restes d'un crâne jadis entier mais dont il manque trop de fragments pour être aujourd'hui reconstituable et qu'accompagne une étiquette ancienne portant le texte suivant : « *Felis hyaenoides* ou *quadridentata* ; le moule cérébral dégagé en 1869 ». Or, en 1870, dans son mémoire sur les encodrânes des Carnivores vivants et fossiles, Gervais rapportait à *Pseudailurus quadridentatus* un moulage endocranien naturel provenant de Sansan (1870, *pl. VI, fig. 6*) et qui a plus tard frappé J. Piveteau (1931) par son allure générale et le dessin de ses circonvolutions très semblable à celui d'*Eusmilus bidentatus*. Or, les restes craniens dont je parle appartiennent en fait à *Sansanosmilus palmidens*, comme en témoignent la forme de l'apophyse mastoïde et la très longue apophyse glénoïde qui sont conservées. Je suis convaincu qu'il s'agit de la pièce sur laquelle Gervais a dégagé son endocrâne. Par suite l'endocrâne de *Pseudailurus quadridentatus* reste totalement inconnu.

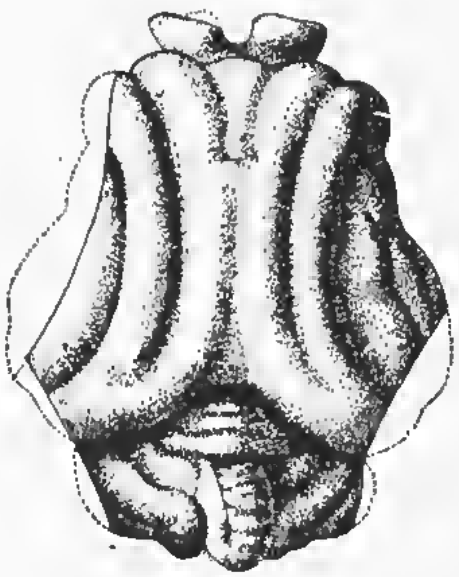


Fig. 66. — *Sansanosmilus palmidens*. — Moulage endocranien, réalisé à partir des endocrânes 471 et 472. Grandeur naturelle.

Source : MNHN, Paris

Comme J. Piveteau l'a donc souligné, le moulage endocranien de *Sansanosmilus hidentatus* est très proche de celui d'*Eusmilus bidentatus*. Il ne possède pas cet effet de sillon crucial dans la partie antérieure de son néopallium et les deux circonvolutions supérieures suivent un trajet régulier depuis le sommet du crâne jusqu'à la scissure rhinale au-dessus de laquelle elles s'incurvent. Le bulbe olfactif est de même très développé et élargi dans sa partie antérieure qui s'étend très en avant. Le sillon coronо-latéral qui sépare les deux circonvolutions supérieures s'arque régulièrement d'avant en arrière et s'arrête brusquement un peu en avant de la scissure cérébro-cérébelleuse comme chez *Eusmilus* et *Hoplophoneus* (cf. *H. oreadoulis in* Bruce, 1883) de telle sorte que les deux circonvolutions supérieures confluent en arrière pour donner une circonvolution unique qui descend le long de la scissure cérébro-cérébelleuse et revient en avant sous la partie en retour de la circonvolution suprasylvienne. Chez les Félinés, au contraire, la circonvolution latérale se termine à l'arrière en cul-de-sac et la circonvolution médiane, après un brusque coude au-dessus du cervelet, descend seule en une circonvolution postérieure, d'ailleurs très réduite, le long de la lame ossifiée de la scissure cérébro-cérébelleuse.

Cette lame ossifiée, ou *Tentorium*, est presque aussi développée chez *Sansanosmilus paluidens* que chez les *Felis*. Elle épouse à sa racine la forme en gouttière de la circonvolution postérieure du *néopallium* et s'incurve en sens inverse dans sa partie médiane pour former un bec aigu qui encapuchonne le lobe antérieur du cervelet.

Le vermis médian rappelle par sa largeur celui de *Felis*. Par contre le vermis postérieur, étroit et sinueux, très en saillie au-dessus et en arrière des hémisphères latéraux, est semblable à celui d'*Eusmilus bidentatus*.

Les hémisphères cérébelleux sont divisés comme chez *Eusmilus bidentatus* en un important lobule aliforme, ici recourbé vers le bas en arrière et un lobule extrapédonculaire moins en relief. De même, comme on l'a vu plus haut, le *paraflocculus* s'allonge sur la face endocranienne du rocher sur lequel son empreinte en gouttière est identique à celle d'*Eusmilus bidentatus*.

Mandibule. — La mandibule de *Sansanosmilus paluidens* est très proche de celle d'*Hoplophoneus* ; même hauteur, même longueur, même importance du diastème entre C et P_3, même dépression à l'emplacement de ce diastème et même fosse massétérine profonde et très basse. Il n'est jusqu'aux trous mentonniers dont l'emplacement est identique, le plus important à la hauteur de l'apophyse mentonnière et deux autres, plus discrets, en arrière et plus haut situés. Seule l'apophyse mentonnière est un peu plus développée sur notre fossile. Sur la face interne l'insertion du Mylo-hyoïdien marque d'un fort relief la mandibule en arrière de la carnassière, comme chez *Nimravus*. Dans le creux de l'apophyse mentonnière une petite surface rugueuse marque l'insertion du Génio-hyoïdien.

La mandibule d'*Eusmilus* est bien différente et autrement spécialisée avec son très long diastème entre C et P_4, son apophyse mentonnière

Source : MNHN, Paris

beaucoup plus développée, plus plate et servant véritablement de demi-fourreau interne à la canine supérieure.

Denture inférieure. — Les incisives inférieures ne nous sont connues que par leurs alvéoles. Elles sont aussi comprimées latéralement que celles d'*Eusmilus bidentatus*. I_1 est particulièrement réduite et parfois si repoussée en avant que l'alvéole de I_2 vient longer le bord symphysaire. I_3 est beaucoup plus large.

La canine inférieure est un peu plus importante que la dernière incisive. C'est une dent très aplatie latéralement, pointue et recourbée en arrière, moins certes que la canine d'*Eusmilus*, mais autant que celle d'*Hoplophoneus*. Les carènes antéro-interne et postérieure sont finement crénelées.

Le diastème qui sépare la canine des prémolaires est un peu plus court chez *Sansanosmilus palmidens* que chez les *Hoplophoneus*.

Les prémolaires sont formées de lobes minces et très allongés verticalement qui donnent à ces dents l'allure palmée qui a valu son nom à l'espèce. P_3 possède trois lobes ; le lobe médian s'élève bien au-dessus des deux autres, qui ont sensiblement la même taille. Sur P_4 existe à l'arrière un quatrième lobe plus réduit et tourné du côté interne. Une P_4 très fraîche montre de fines crénelures sur le tranchant antérieur de son premier lobe et sur le tranchant postérieur, ou interne, de son dernier lobe.

La carnassière inférieure est réduite à deux lobes tranchants dont la paroi externe est haute, plane et parfaitement verticale. Le lobe antérieur est plus court que le postérieur. De l'arête postérieure crénelée du protoconide se détache une petite pointe aiguë, crénelée sur son arête postérieure et rabattue contre la paroi interne, représentant le métaconide. Sur un échantillon, ce métaconide vestigial a même entièrement disparu. Cette carnassière est beaucoup plus évoluée que celles d'*Hoplophoneus* et *Eusmilus*. Elle est presque identique à celles de *Machairodus*, *Megantereon* et *Smilodon*.

Denture supérieure. — Les trois alvéoles des incisives supérieures sont bien indiquées et le diastème séparant I^3 de la canine est plus important que chez *Eusmilus*.

La canine supérieure plate, effilée, crénelée sur ses deux bords, affinée encore par la présence de deux sillons latéraux, rappelle beaucoup celle d'*Eusmilus* et n'évoque en rien les longues canines épaisses des Machairodontes du Pontien et du Plio-quaternaire. La carène antérieure offre la particularité de s'infléchir en arrière et du côté interne peu avant d'atteindre le collet de la dent.

Juste en arrière de la canine existe sur le beau crâne figuré par Blainville et Filhol une petite alvéole ronde qui correspond à une P^1 ponctiforme. P^3 est grêle et formée comme P_4 de trois lobes bien détachés que suit un petit talon postérieur relevé. P^4 a, comme M_1, atteint le stade Machairodontiné. Tribolée, mince, extrêmement allongée, dotée même d'un petit style accessoire à la base du lobe antérieur et totalement

Source : MNHN, Paris

dépourvue de talon interne, cette dent est aussi évoluée dans le sens « Machairodontiné » que les formes extrêmes du groupe, *Smilodon californicus* ou *Homotherium crenatidens*.

Il existe enfin une petite M^1 biradiculée, étroite et allongée dans le sens transversal. Le bord externe regarde vers l'arrière et est presque dans le prolongement du bord postérieur qui est plus court et en léger décrochement. Les trois pointes sont à peine indiquées. Une fine crête relie le paracône au protocône et envoie une petite bride vers le métacône.

Vertèbres. — Les rares vertèbres que nous possédons de *Sansanosmilus palmidens* sont semblables à celles des Félins actuels.

L'atlas est fort court. La partie inférieure, qui correspond au corps vertébral, est très mince et la surface recevant l'apophyse odontoïde

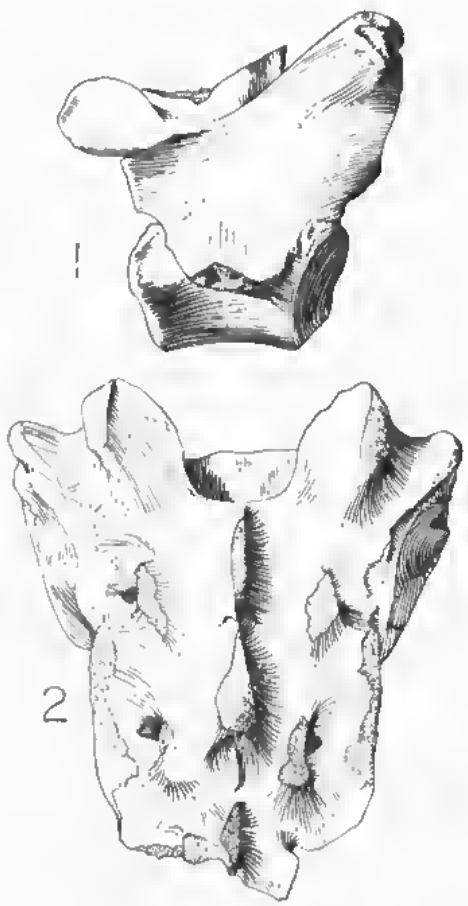


FIG. 67. — *Sansanosmilus palmidens*. — *1)* Première vertèbre lombaire (525), face latérale droite ; 2) Sacrum (527), face supérieure. Grandeur naturelle.

Source : MNHN, Paris

de l'axis est très réduite, comme chez *Proailurus*. Le trou artériel est très large et, en arrière, l'apophyse transverse s'attache à l'arc neural par une racine très resserrée dans le sens antéro-postérieur.

Une douzième vertèbre dorsale ne diffère de celle du Puma que par ses apophyses transverses peut-être un peu plus ramassées le long de l'arc neural.

La première vertèbre lombaire se caractérise par son raccourcissement et l'importance de ses surfaces articulaires très allongées par rapport à celles du Puma, indiquant une colonne vertébrale moins souple mais plus solide.

La dernière vertèbre lombaire est aussi courte que celle du Puma mais le corps vertébral en est plus aplati, les apophyses transverses s'attachent un peu plus haut et les apophyses articulaires sont plus rapprochées entre elles.

Sacrum. — Le sacrum est formé de la réunion de trois vertèbres. Les surfaces articulaires supérieures avec la dernière vertèbre lombaire sont plus rapprochées entre elles que chez les *Felis* et il existe, entre l'apophyse articulaire antérieure et l'apophyse auriculaire, une large gouttière inconnue chez les *Felis* mais visible chez *Smilodon*, et qui se poursuit en arrière jusqu'au premier trou inter-vertébral, auquel elle aboutit. La surface articulaire avec le bassin descend moins bas que chez les Félins modernes, mais se prolonge davantage en avant et, dessinant un croissant à convexité tournée vers le bas, atteint le bord antéro-supérieur du sacrum.

Omoplate. — La partie antérieure de l'omoplate de *Sansanosmilus palmidens* se distingue de celle des *Felis* par sa forme et par l'importance plus considérable de son apophyse supra-glénoïde qui est plus robuste, plus longue et comme étirée en avant sous l'action du Biceps.

Humérus. — L'humérus est court, fort et aplati transversalement dans sa partie diaphysaire. L'empreinte deltoïdienne descend très bas, la fosse olécranienne est peu profonde et l'épitrochlée fort mince. Le bord postéro-interne est très accusé sur toute la longueur de l'os. Cet humérus ressemble davantage à l'humérus du Jaguar qu'à celui des autres Félins actuels.

Comme chez le Jaguar, la tête articulaire proximale et la gouttière bicipitale sont larges. La surface d'insertion du Sous-Scapulaire se termine en haut par une petite protubérance qui émerge au-dessus de la surface articulaire et qui n'existe ni chez le Lion ni chez le Puma.

Les insertions musculaires sont extrêmement fortes.

Sur la face externe, la limite supérieure de l'aire d'insertion du Vaste interne et celle du Vaste externe sont soulignées par de fortes crêtes en relief. L'empreinte deltoïdienne se soulève au-dessus de la face interne en une petite lèvre aiguë, comme chez le Jaguar, et descend un peu plus bas que chez ce dernier mais beaucoup plus que chez les autres *Felis* et chez *Pseudailurus*. La diaphyse est très aplatie dans le sens transversal.

La partie distale est aplatie au contraire antéro-postérieurement. La *Crista supinatoria* est fort mince et s'élargit un peu plus que chez le Jaguar, alors que chez *Felis concolor* et *Pseudailurus* elle est très réduite.

Source : MNHN, Paris

Fig. 68. *Sansanosmilus palaudens.* - *1)* Omoplate (173), face externe ; *2)* Humérus gauche complet du Muséum de Toulouse : a, face antérieure ; b, face interne ; 3) Humérus gauche (179), privé de son extrémité proximale ; face postérieure ; *4)* Cubitus droit (502), partie proximale, face externe ; *5)* Deuxième, troisième et quatrième métacarpiens gauches (513, 515, 517) en connexion, face antérieure. Grandeur naturelle - 2/3.

Source : MNHN, Paris

En avant de cette *crista* le corps diaphysaire est moins bombé que chez les Félins. En arrière cette *crista* se soulève au-dessus du plan de la face postérieur comme chez le Jaguar.

La fosse sus-coronoïdienne est bien marquée. L'arcade entépicondylienne est particulièrement amincie et s'attache sur une épitrochlée également très amincie, rejetée en arrière et étalée latéralement. La surface articulaire distale se compose comme chez les *Felis* d'un condyle arrondi et d'une trochlée aiguë.

Sur la face postérieure, la fosse olécranienne est peu profonde. Au-dessus, le Petit Anconé a laissé des marques profondes d'insertion, comme chez *Felis unca* encore, et à la différence des autres Félins.

Les caractères les plus marquants de l'humérus de *Sansanosmilus palmidens* se retrouvent sur celui d'*Hoplophoneus primaevus*. Ce sont principalement sa faible longueur relative, l'importance de son empreinte deltoïdienne qui descend très bas, son arcade entépicondylienne mince, son épitrochlée large et sa *Crista supinatoria* plus évasée que chez la plupart des autres Félins.

Signalons enfin que l'aplatissement dorso-ventral de l'extrémité distale, le peu de profondeur de la fosse olécranienne, l'aplatissement et l'élargissement de l'épitrochlée sont des caractères primitifs que l'on observe sur *Arctocyon primaevus*, sur un grand nombre de Carnassiers des Phosphorites et qui ont disparu sur les formes plus modernes.

Radius. — Le radius se distingue aisément de celui des *Felis* et de *Pseudailurus*. C'est un os plus large et plus fort dans sa partie distale que chez ce dernier, et aux insertions musculaires plus profondément marquées. La surface articulaire humérale présente un contour plus ovalaire. La tubérosité bicipitale, plus étroite et en moins forte saillie, domine une fossette plus discrète du côté proximal, un peu comme chez *Procyon*. La tubérosité externe est par contre plus accusée. Entre ces deux dernières tubérosités s'étend une petite surface plane, sensiblement losangique et très caractéristique.

Sur la face postérieure, l'insertion du Perforant, au pied de la tubérosité bicipitale, occupe une fosse plus profonde et plus nettement dessinée que chez les *Felis* et *Pseudailurus*.

Sur la face antérieure, une forte crête médiane semble souligner le bord de l'aire d'insertion du Court Supinateur.

A l'extrémité distale, une tubérosité en boule surmonte l'apophyse styloïde et le Long Supinateur s'insère sur une petite apophyse plus forte et plus large que chez *Pseudailurus*.

La gouttière pour l'Extenseur commun des doigts et l'Extenseur propre du pouce et de l'index se trouve par rapport à *Pseudailurus* sur une protubérance en plus forte saillie en avant du plan de la face antérieure. La face externe est limitée par deux carènes aiguës se rejoignant vers le milieu de la longueur de la diaphyse.

La surface articulaire distale est semblable à celle de *Pseudailurus quadridentatus*.

Source : MNHN, Paris

Par ses proportions générales, la force de ses insertions et certains de ses détails anatomiques, comme la protubérance qui supporte au bas de la face antérieure la gouttière pour l'Extenseur commun des doigts, ou l'aplatissement de la petite surface située entre la tubérosité bicipitale et la tubérosité externe, l'humérus de *Sansanosmilus palmidens* diffère

FIG. 69. *Sansanosmilus palmidens*. — *1)* Radius droit (490), partie distale ; a, face antérieure ; b, face postérieure ; *2)* Cubitus droit (501) partie proximale ; a, face externe ; b, face interne ; *3)* Cubitus gauche (512), extrémité distale, face externe ; *4)* Quatrième métacarpien gauche (517), face antérieure ; *5)* Première phalange (523) du premier doigt de la patte antérieure gauche, face antérieure ; *6)* Deuxième phalange droite (588), face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

de celui de *Pseudailurus quadridentatus* comme celui du Jaguar de celui du Puma.

Cubitus. — Le cubitus de *S. palmidens* se distingue aussi fort aisément de celui de *Ps. quadridentatus*. C'est un os un peu plus fort et robuste dont l'olécrâne plus épais monte bien verticalement et ne présente pas comme chez les Félinés de tubérosité au côté externe de la surface de glissement du tendon de l'Anconé profond. Seul demeure une tubérosité interne peu haute, mais plus large. L'insertion du Long Anconé est rejetée plus en arrière et le dos de l'olécrâne est large et plat, à l'encontre de celui des Félinés.

La partie externe de la grande apophyse sigmoïde est plus importante que chez *Pseudailurus*, mais semblable à celle des Félins modernes. Une petite bride osseuse soutient obliquement l'apophyse sigmoïde, rappelant une disposition analogue de *Procyon*. L'insertion du Brachial antérieur se loge dans une petite fente verticale comme chez les Canides, mais située plus antérieurement que chez ceux-ci.

Sur la face externe l'aire d'insertion de l'Extenseur propre du pouce et de l'index est creusée en fosse profonde.

L'apophyse styloïde se trouve dans le prolongement de la diaphyse.

Métacarpiens. — Les métacarpiens sont courts, larges et trapus comme ceux des *Dinictis*, *Hoplophoneus* et *Eusmilus*. Leur longueur dépasse légèrement celle des métacarpiens d'*Hoplophoneus occidentalis* figurés par Scott et Jepsen (1936). Sur la face antérieure, la petite dépression qui surmonte la surface articulaire distale est particulièrement étendue. Les métacarpiens des Félinés et des grands Machairodontes ponto-pliocènes sont au contraire plus grêles, plus longs et la surface articulaire distale n'est séparée de la face antérieure de la diaphyse que par une étroite gorge.

Mc II présente une extrémité proximale semblable à celle des *Felis*, mais sur la face antérieure, à côté de l'insertion du Premier Radial, la gouttière pour le Second Radial fait défaut, comme chez *Procyon* et *Cryptoprocta*.

Sur Mc III, la lame osseuse en berceau qui encapuchonne la crête interne de la surface articulaire supérieure de Mc IV est particulièrement importante et enveloppante. La facette articulaire supérieure est parcourue d'avant en arrière par une gorge plus profonde que chez les Félinés et *Hoplophoneus*.

Il en est de même sur Mc IV dont la surface articulaire supérieure se présente en avant comme une véritable trochlée dont le versant interne vient en contact avec la lame recourbée de Mc III. La facette articulaire avec Mc V se déploie en large courbe le long du bord supérieur de la face externe et, plus développée en arrière que chez les *Felis*, atteint presque le demi-cercle.

Mc V présente à côté et en contre-bas de sa surface articulaire supérieure avec l'unciforme une petite surface articulaire avec le pyramidal.

Source : MNHN, Paris

Sur le Mc V des *Felis* et de *Pseudailurus* les deux surfaces sont en continuité. Cet os paraît aussi assez différent de celui d'*Hoplophoneus*.

Phalanges. — Sur la première phalange du pouce l'articulation proximale n'est pas déformée comme chez les *Felis* mais présente une cupule creuse comme la première phalange des autres doigts, ce qui indique un premier doigt aussi développé que celui de *Cryploprocta* et d'*Hoplophoneus*. Cette première phalange a la même longueur que celle des Eusmiliniens américains et se termine distalement par une surface articulaire allongée transversalement et sans gorge médiane, comme chez les Félins actuels.

Les autres premières phalanges sont un peu plus longues que celles d'*Hoplophoneus primaevus*.

Les deuxièmes phalanges sont longues et leur extrémité articulaire distale, placée très latéralement par rapport à l'axe de la diaphyse, correspond à une griffe aussi rétractile que celle de nos *Felis*. Cette apophyse articulaire distale est même plus volumineuse que chez *Pseudailurus*, *Felis concolor* ou *Felis leo* et rappelle davantage celle de *Felis unca*.

Bassin. — Tandis que le bassin de *Pseudailurus* se rapproche de celui du Puma, celui de *S. palmidens* rappelle celui du Jaguar. C'est un os massif, étroit dans sa partie antérieure et court dans sa partie postérieure.

L'illion est allongé et de faible auteur. La face externe se bombe fortement de telle sorte que la fosse iliaque est réduite et rejetée en avant au-dessus de cette convexité. Il est en de même, mais de manière

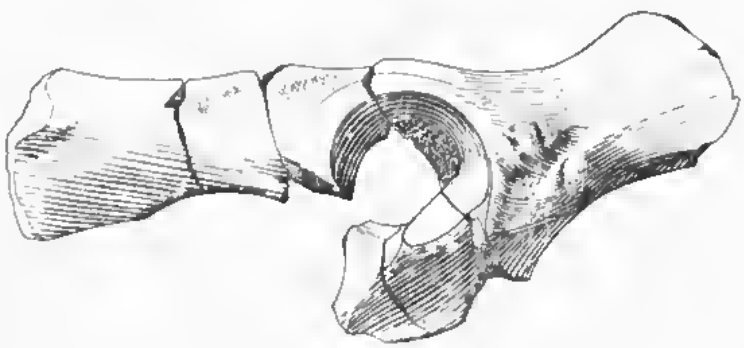


FIG. 70. — *Sansanosmilus palmidens*. — *1)* Bassin, moitié droite (528), face externe. Grandeur naturelle × 2/3.

un peu différente, chez *Dinictis* et *Hoplophoneus*, chez qui la fosse iliaque est plus importante et la convexité médiane de la face externe plus étroite et se dressant en véritable épine aiguë. La face inférieure de l'ilion,

Source : MNHN, Paris

sur laquelle le muscle Iliaque s'insère, est large, plate, orientee vers le bas et orthogonale à la face externe de l'ilion, eomme chez le Jaguar et les *Procyon*.

L'extrémité antéro-inférieure de la surface articulaire fémorale domine le fond de la cavité cotyloïde par un petit ressaut très caractéristique qui se prolonge en dehors de cette eavité jusqu'au bord du trou obturateur.

L'épine sciatique est en position assez avancée. En arrière, l'ischion est relativement court.

Les tubercules d'insertion du Psoas et du Peetiné sont plus rapprochés que chez les *Felis*.

Toutes les insertions musculaires sont très fortes.

Fémur. — Le fémur est un des os les plus caractéristiques de *Sansanosmilus palmidens*. Il s'écarte du type de celui des Félinés et des Machairodontes ponto-plio-quaternaires pour se rapprocher de celui des Eusmilinés.

Le col, étroit et long, supporte une tête fémorale bien détachée du corps de l'os. Le grand trochanter s'élève verticalement, s'amincit vers son sommet et se termine en pointe à un niveau supérieur à celui de la tête fémorale. A la base de ce premier trochanter, du côté antérieur, une crête descend verticalement et délimite, à la partie supérieure de la diaphyse, une face antérieure d'une face externe ici bien individualisée. En avant du deuxième trochanter existe symétriquement une surface regardant vers l'intérieur et orthogonale à la face antérieure. Sur ces deux facettes latérales externe et interne, les insertions des muscles Vaste externe et Vaste interne ont laissé des marques profondes.

Le deuxième trochanter est très développé. Il se dresse en un tubercule arrondi, fortement saillant, visible en *norma facialis*.

Il existe un troisième trochanter bien individualisé.

Sur la face postérieure, la fosse digitale est petite et arrondie. Le premier et le deuxième trochanters sont reliés par une légère saillie rugueuse qui dessine un eoude correspondant à l'insertiou du Carré Crural. Entre cette crête coudée, la fosse digitale et la tête fémorale s'étend une large surfaee plane.

L'extrémité distale n'est guère plus large que la diaphyse.

Les insertions musculaires, sur ce fémur, sont beaucoup plus importantes que chez le Lynx et le Puma, et presque aussi fortes que chez le Jaguar. On remarque l'importance particulière sur le fémur de *Sansanosmilus palmidens* des insertions du Fessier superficiel, du Fessier moyen et du Psoas-Iliaque.

Les earaetéristiques de ce fémur, col étroit et long, premier trochanter haut, aminci, plus élevé que la tête fémorale et dominant une fosse digitale petite, importance du deuxième et du troisième trochanter, crête descendant du premier trochanter et isolant une facette externe à côté de la face antérieure, sont des dispositions communes aux fémurs de *Dinictis* et d'*Hoplophoneus* et que l'on ne retrouve pas chez les Machairodontes apparus en Europe depuis le Pontien.

Source : MNHN, Paris

Fig. 71. — *Sansanosmilus palmidens.* — *1)* Fémur droit 534) : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *2)* Tibia droit (511) : a, face antérieure ; b, face postérieure ; *3)* Astragale gauche (557) ; a, face supérieure ; b, face inférieure ; c, face antérieure. Grandeur naturelle × 2/3.

Source : MNHN, Paris

Tibia. — Le tibia est court, comme celui de *Dinictis* et d'*Hoplophoneus*. Les surfaces articulaires fémorales y sont réduites. En avant se trouve une dépression fermée, allongée transversalement.

Sur la face externe la limite d'insertion du Poplité est repérable à une fine crête qui cerne une surface beaucoup plus grande que chez les *Felis*, mais assez comparable par son étendue à celle de *Procyon*.

La face postérieure est bombée et l'insertion du Tibial postérieur y est plus développée que chez les *Felis* par rapport à celle du Chef externe du Perforant.

La partie distale ne s'élargit pas mais la face interne et la face externe de la diaphyse se prolongent en surfaces régulières jusqu'au bord de la facette articulaire astragalienne. La surface articulaire péronéenne inférieure est à peine indiquée.

Péroné. — Le péroné diffère fortement de celui des *Felis*, du moins dans sa partie distale. Sur la diaphyse, à ce niveau, trois faces peuvent être distinguées, une externe, une interne et une postérieure. La face externe est large et parcourue en écharpe par une crête qui délimite, en arrière, l'aire d'insertion du Court Péronier et, en avant, une petite surface concave et lisangique regardant vers l'avant, comme chez *Procyon*. Le bord antérieur du péroné est très aigu. La face interne est plate. En arrière s'individualise une petite face postérieure, très étroite et fortement carénée particulièrement du côté interne, et ressemblant fort à la face externe du radius.

L'apophyse styloïde est dans le prolongement de la diaphyse comme chez *Procyon* et la surface articulaire astragalienne est, comme chez cet animal, réduite et bombée, indiquant sur l'astragale une facette correspondante assez concave.

Astragale. — L'astragale est large, court et se rapproche beaucoup plus de celui des Ours, du Glouton ou du Blaireau que de celui des Félinés. La poulie est très peu profonde et le col large et court comme chez l'Ours des Cavernes, le Glouton, le Blaireau, le Grand Panda, et à la différence des *Felis*. La surface articulaire naviculaire, peu haute et très élargie dans le sens transversal, s'écarte de même de la disposition des Félins actuels et est identique à celle des Ours, du Blaireau du Glouton, de *Procyon* et de *Cryptoprocta*. A la face inférieure, la surface calcanéenne postérieure est moins étroite que chez *Pseudailurus* tandis que la surface calcanéenne antérieure rejoint en avant la surface articulaire de la tête de l'astragale. Le sillon astragalien est aussi plus large que chez *Pseudailurus*.

Calcanéum. — Le calcanéum est plus court et ramassé que celui des Félinés. La partie de l'os se trouvant en avant des surfaces astragaliennes est réduite et la tubérosité postérieure moins longue et moins élevée. La surface astragalienne postérieure est plus resserrée et plus ronde, le rayon de courbure étant plus petit. Cette surface s'oriente aussi plus

Source : MNHN, Paris

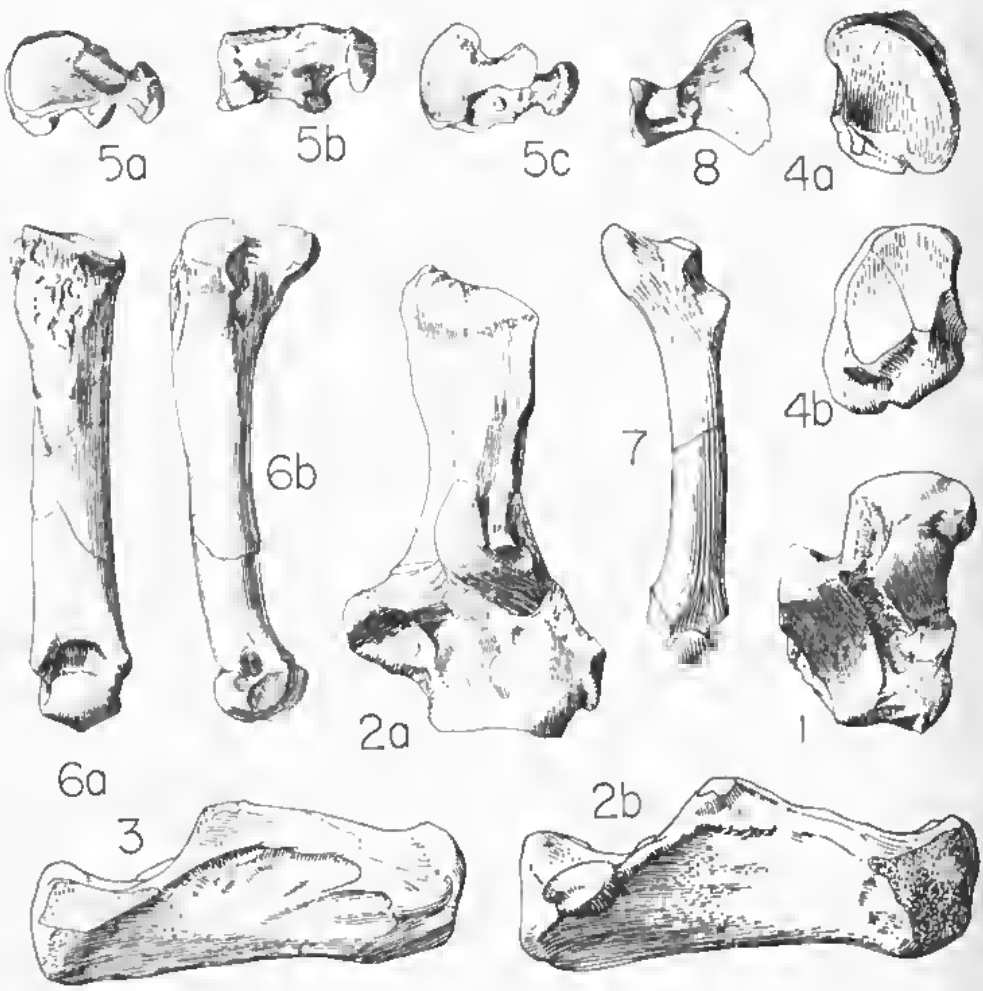


FIG. 72. — *Sansanosmilus palmidens.* — *1)* Astragale droit du Muséum de Toulouse, face inférieure ; *2)* Calcanéum gauche du Muséum de Toulouse : a, face supérieure ; b, face externe ; *3)* Calcanéum gauche (558), face externe ; *4)* Naviculaire gauche (563) : a, face supérieure ; b, face inférieure ; *5)* Troisième cunéiforme droit (564) : a, face supérieure ; b, face interne ; c, face inférieure ; *6)* Troisième métatarsien droit du Muséum de Toulouse : a, face antérieure ; b, face interne ; *7)* Cinquième métatarsien droit (571), face antérieure ; *8)* Phalange unguéale (589), face latérale. Grandeur naturelle.

obliquement. La surface astragalienne antérieure dessine un contour sensiblement carré et est en léger mais net relief au-dessus de la face supérieure du calcanéum. Le *Sustentaculum tali* est fort épais et le tuber-

Source : MNHN, Paris

cule péronéen, auquel aboutit une mince lame osseuse partant du bord externe de la surface astragalienne antérieure, est sillonnée extérieurement par une petite gouttière. L'insertion pour l'Accessoire du Perforant est beaucoup plus accusée que chez les *Felis*.

Naviculaire. — Le naviculaire est étroit, allongé et peu épais. Sa face supérieure se creuse en une cupule profonde pour la tête de l'astragale. L'apophyse postéro-interne se relève en arrière moins fortement que chez les *Felis* et au même degré que chez *Gulo*, *Meles* et *Cryptoprocta*. Sur la face externe s'étend une importante facette d'articulation avec le cuboïde, allongée et concave. Sur la face inférieure les surfaces correspondant aux trois cunéiformes ont les mêmes rapports entre elles que chez les *Felis*.

Troisième cunéiforme. — Le troisième cunéiforme est moins haut que celui de *Pseudailurus*, l'apophyse postérieure est un peu plus importante et son attache plus courte, comme chez le Lion. La facette articulaire supérieure n'est pas creusée en cupule mais présente une ondulation oblique qui soulève sa partie postéro-externe et déprime sa partie postéro-interne.

Métatarsiens. — Les métatarsiens sont plus courts que ceux de *Felis* ou *Pseudailurus*. Leurs extrémités proximales sont identiques à celles des Félinés.

Mt II, que nous possédons complet, présente un corps diaphysaire plus aplati dorso-ventralement et plus large que chez *Felis* et *Pseudailurus*.

Sur Mt III, la surface articulaire supérieure est plus large et plus réduite dans sa partie postérieure que chez *Pseudailurus*.

Mt V ne possède pas de surface articulaire latérale postérieure avec Mt IV et l'apophyse postéro-externe de son extrémité proximale, sur laquelle s'attache le Court Péronnier, est bien moins développée que chez les *Felis* ou *Pseudailurus* et se rapproche de celle de *Cryptoprocta*.

Affinités. — On distingue habituellement parmi les Félins à longues canines les formes oligocènes ou Eusmilinieus et les formes apparues depuis le Pontien, groupées en Machairodontinieus. Entre ces deux ensembles bien différents structuralement, les deux Machairodontes du Vindobonien français ont été diversement appréciés. On ne les a d'abord pas séparés du genre *Machairodus* du Pontien dans lequel les ont rangés Gervais (1889) et Filhol (1881, 1891), à cause de la forme très évoluée de leurs carnassières et Matthew (1910) a classé le *Machairodus palmidens* parmi les Machairodontiniens. J. Piveteau, en 1931, considéra le premier qu'il fallait détacher la forme de Sansan du genre *Machairodus*. Depuis, J. Viret a souligné (1951) la ressemblance de la canine supérieure très aplatie latéralement et concave du côté interne d'*Albanosmilus jourdani* avec celle de certains *Eusmilus* américains et en a conclu que la forme vindobonienne avait des affinités avec les Machairodontes oligocènes et ne pouvait être l'ancêtre des Machairodontes du Pontien d'Europe. J'ai montré enfin (1955) que *Sansanosmilus palmidens*, malgré un certain nombre de caractères extrêmement évolués, se rattachait par toute sa structure aux Eusmiliniens. Comme ceux-ci en effet, *Sansanosmilus palmi-*

Source : MNHN, Paris

dens possède un canal de l'alisphénoïde, un trou déchiré postérieur bien séparé du trou condylien, des orifices palatins postérieurs creusés dans l'os maxillaire, une lame horizontale des os palatins ne se prolongeant pas en arrière de la ligne rejoignant le bord postérieur des deux carnassières supérieures, une bulle auditive très semblable à celle d'*Eusmilus* tant par sa forme que par ses rapports avec les apophyses mastoïde et paraoccipitale et le trou déchiré postérieur, un rocher identique à celui d'*Eusmilus bidentatus*, une mandibule et un crâne très comparables à ceux d'*Hoplophoneus*, des canines supérieures plates et concaves du côté interne et un squelette construit sur le type de celui d'*Hoplophoneus* et extrêmement différent de celui des grands Machairodontes pontiens.

Sansanosmilus palmidens ne peut cependant dériver d'*Eusmilus* qui possède un certain nombre de caractères plus spécialisés comme le développement extrême de son apophyse mentonnière et la perte d'un plus grand nombre de prémolaires.

D'autre part les caractères qui rapprochent *Sansanosmilus palmidens* des Machairodontes pontо-pliocènes et quaternaires se réduisent à la forme des dents carnassières et à la disposition du basi-occipital. Ces caractères très peu nombreux de type Machairodontinien me semblent avoir été atteints d'une manière trop parfaite et trop précoce au milieu d'un ensemble structural encore trop primitif pour que l'on puisse considérer *Sansanosmilus palmidens* comme l'ancêtre des Machairodontiniens.

Je verrai donc en *Sansanosmilus palmidens* un Nimravidé d'un type particulier, d'une lignée différente de celle qui a mené à *Dinictis*, *Hoplophoneus* et *Eusmilus* et qui présente quelques caractères de convergence avec les Machairodontes apparus au Pontien.

Biologie. — Tandis que le squelette de *Pseudailurus* se rapproche beaucoup de celui du Lynx et du Puma, celui de *Sansanosmilus* a pu être comparé presque os par os à celui du Jaguar. Les os ont la même robustesse, souvent les mêmes proportions, presque toujours un développement comparable des surfaces d'insertions musculaires et ligamentaires.

Sansanosmilus palmidens devait donc ressembler plus au Jaguar qu'à tout autre Félin actuel par son allure générale, sa force, ses proportions externes et ses volumes musculaires. Le membre antérieur était cependant plus puissant par rapport au membre postérieur que chez le Jaguar. Cette force particulière de la patte antérieure est une caractéristique des Machairodontes. S. Schaub (1925) l'a signalée sur le squelette du petit Machairodus de Perrier, *Megantereon megantereon*, et G. Simpson (1941) l'a retrouvée chez *Hoplophoneus*.

Les métapodes et le calcanéum courts, la poulie de l'astragale très peu profonde, le premier doigt bien conservé, le grand développement du Tibial postérieur et de l'Accessoire du Fléchisseur profond des doigts, la fosse digitale du fémur étroite, indiquent d'autre part une démarche plantigrade.

La force des Fléchisseurs sur le cubitus révèle aussi chez *Sansanosmilus palmidens* une certaine faculté à grimper aux arbres.

Félin lourd et puissant comme le Jaguar, plantigrade et au membre antérieur particulièrement musclé, *Sansanosmilus palmidens* devait

Source : MNHN, Paris

comme le Carnassier sud-américain courir peu et vivre sans beaucoup se déplacer près des cours d'eau et des lacs, au milieu d'une végétation touffue où il pouvait se dissimuler facilement et attendre à l'affût des proies occasionnelles qu'il devait atteindre d'un seul bond. Le mode d'attaque lui-même devait être le même que celui décrit par S. Schaub et G. Simpson pour d'autres Machairodontes. *Sansanosmilus palmidens* ne sautait pas de préférence sur le dos de ses victimes mais leur faisait plutôt face ou les attaquait de côté, s'agrippait solidement à elles avec les griffes de ses pattes antérieures et les frappait en même temps de ses canines supérieures. Ce mode d'attaque, déduit des structures anatomiques spéciales des Machairodontes, (force particulière du train antérieur, canines en poignard, grand angle d'ouverture de la mandibule) présente de plus pour ces Félins l'avantage d'un risque moindre de se voir briser les canines en cas de réaction trop vive de la victime, la partie du corps dans laquelle frappe le Machairodus étant pour ainsi dire immobilisée. Un tel accident devait être très rare et, dans les collections du Muséum de Paris, je n'ai pas trouvé une seule canine supérieure d'*Eusmilus* ou de *Sansanosmilus*, chez qui pourtant elles sont extrêmement minces, présentant de brisure *ante-mortem*. On m'objectera qu'à l'intérieur de la population de *Smilodon californicus* de Rancho-la-Bréa, les cas de brisures des canines supérieures du vivant de l'animal sont particulièrement fréquents. Mais on ne saurait oublier que ce *Smilodon* a vécu sur un espace très restreint et que les combats d'amour devaient donc être particulièrement fréquents. On sait que ces genres de combats sont en général beaucoup plus meurtriers et plus lourds conséquences que les éventuels déboires de la chasse.

Je tiens enfin à m'élever contre une opinion assez répandue qui veut que les Machairodontes ne consommaient pas la chair de leurs victimes mais n'étaient que des égorgeurs buveurs de sang. Il peut certes arriver qu'un prédateur égorge tout un troupeau d'Herbivores et se gorge de sang sans toucher aux chairs de ses victimes ; on a cité de nombreux cas. Un Carnassier, en face d'un gibier facile et nombreux comme c'est le cas des victimes citées, qui sont presque toujours des animaux domestiques, doit pouvoir facilement « perdre la tête » et donner libre cours à ses instincts sanguinaires, tuant pour le plaisir et ne se nourrissant ensuite que du sang, aliment sans doute de choix pour un Carnassier. Mais c'est l'exception. Ces cas ne doivent constituer dans la vie d'un Carnivore que des aubaines aussi heureuses que rares et qui ne devaient à peu près jamais se produire avant que l'Homme ait domestiqué des animaux. Les Renards agissent d'ailleurs souvent de même dans les basses-cours de nos campagnes et on ne saurait pour autant les considérer comme d'exclusifs buveurs de sang. La conquête d'une proie, dans la nature sauvage, est une entreprise trop difficile, même pour un Félin, pour que la proie ne soit pas consommée avec moins de gaspillage. De plus, chez *Sansanosmilus palmidens*, les carnassières sont toujours extrêmement usées, et indiquent par là l'usage intense que l'animal en faisait pour déchirer et trancher des chairs.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

La faune de Carnivores en Europe occidentale durant le Vindobonien. La faune de Sansan date de l'Helvétien moyen. Elle est située entre le niveau de Pontlevoy-Thenay (Helvétien inférieur) et celui de Simorre (Helvétien supérieur). Longtemps considéré comme contemporain de Sansan, le gisement de Göriach vient d'être redaté par E. Thenius (1949) d'après sa faune de Carnivores et placée dans le Tortonien ancien, juste au-dessous des horizons de La Grive Saint-Alban et de Steinheim. Les gisements vindoboniens du Vallés-Penedés se rattachent à ce dernier ensemble.

Les Carnivores ayant vécu en Europe durant tout le Vindobonien sont : *Amphicyon major*, *Pseudarctos*, *Ursavus*, *Hemicyon*, *Plithocyon*, *Schlosserictis*, *Ischyrictis zibethoides*, *Ischyrictis (Laphictis)*, *Ischyrictis (Hoplictis)*, *Martes*, *Paralutra*, *Trochictis*, *Semigenetta*, *Herpestes*, *Pseudaelurus* (deux sous-genres) et *Sansanosmilus*. Des raisons écologiques interviennent pour écarter d'un gisement ou d'un autre un certain nombre de ces formes. Ainsi la présence de *Miocictis* dans un gisement semble incompatible avec celle de *Paralutra*, *Miocictis* ayant préféré les régions de lacs-marécages, tandis que *Paralutra*, comme à La Grive Saint-Alban, paraît avoir vécu plutôt sur les berges de rivières en bordure de plateaux plus secs. L'absence à Sansan d'*Ursavus* et de tout Thaumastictynné s'explique par l'éloignement du charnier naturel de Sansan des Carnivores à tendance végétarienne pour le premier, plus exclusivement chasseresse pour les seconds.

A côté de ce contingent de formes ayant vécu dans nos régions durant tout le Vindobonien, d'autres caractérisent des périodes plus courtes.

A l'Helvétien inférieur, l'ancêtre très proche d'*Amphicyon major*, *Amphicyon* cf. *major*, existe encore. Les Hémicyonidés sont encore archaïques. A côté d'*Hemicyon stehlini*, dont la taille est intermédiaire entre celle des grands *Cephalogale* et d'*Hemicyon sansaniensis*, devait exister un *Plithocyon* présentant un degré comparable d'évolution. Cette forme, intermédiaire entre *Ursavus* et *Plithocyon armagacensis*, est encore à découvrir. A côté d'*Ischyrictis zibethoides* existe un carnassier voisin et un peu plus petit, *Ischyrictis (Hoplictis) floriacei* qui marque le premier chaînon d'un rameau caractérisé par une dentition plus féline, avec une canine plus recourbée et une carnassière inférieure allongée plus tranchante, à métaconide effacé et talonide adhérent au plan de symétrie. Aucun Méliné n'a été signalé à Pontlevoy mais il doit s'agir d'une lacune de nos connaissances. Les Mélinés sont en effet nombreux et variés au Miocène et R. Dehm en a décrit déjà trois à la base du Burdi-

Source : MNHN, Paris

galien, *Broiliana*, *Stromeriella* et une troisième forme encore trop pauvrement représentée pour être autrement désignée que par l'indication de « Kleiner Meline gen. et spec. indet. »

A l'Helvétien moyen, *Amphicyon major* est à l'apogée de son expansion. Le groupe des Hémicyonides atteint une magnifique floraison, avec au moins trois genres de grande taille, dont *Hemicyon sansaniensis* et *Plithocyon armagnacensis* qui persisteront jusqu'au sommet du Tortonien. Ce groupe a particulièrement « réussi » et on a retrouvé de ses représentants non seulement en Europe mais dans le Miocène supérieur de Mongolie (*Dinocyon thenardi*) et d'Amérique du Nord (*Hemicyon* (?) *barbouri*, *Hemicyon ursinus*, *Plithocyon californicus*). Un fait important est encore l'apparition, à Sansan, de deux Mélinés archaïques, *Taxodon* et *Melidellavus*.

L'horizon de Simorre a livré trop peu de restes de Carnassiers pour permettre d'esquisser une comparaison. A ce niveau cependant apparaît *Dinocyon thenardi*. En effet le plus ancien document que l'on possède de cette grande espèce est un fragment de maxillaire portant ses deux tuberculeuses, jadis figuré par Gervais (1859, pl. LXXXI, fig. 9) sous le nom d'*Hyaenarctos hemicyon* et considéré par ce paléontologiste comme provenant de Sansan. Cette pièce semblait avoir été égarée depuis que Gervais l'avait eue entre les mains et J. Viret l'a, avec le seul secours de la figure, rapprochée du grand Carnassier de La Grive, en 1951. J'ai eu la bonne fortune de retrouver ce document dans les collections du Muséum de Toulouse. Quoiqu'un peu différente des pièces types, je la considère aussi comme appartenant à *Dinocyon thenardi*. Mais, détail important, sur le plâtre qui bouchait les anfractuosités de la partie brisée, côté racines, était directement gravé la mention : Simorre.

Au Tortonien, *Amphicyon steinheimensis* apparaît pour la première fois avec certitude dans nos gisements. Je considère en effet le petit *Amphicyon* de La Romieu comme différent de la forme de Steinheim et attribuable à *Amphicyon dietrichi*. L'animal décrit par Roman et Viret possède en effet, comme celui de Wintershof-West, une tuberculeuse supérieure très allongée dans le sens transversal, une carnassière inférieure à hypoconide débordant moins sur la partie interne plate du talonide que sur *Amphicyon steinheimensis*, et une P_4 élargie vers l'arrière. De plus les deux Amphicyons burdigaliens présentent le même allongement de la mandibule ; *Amphicyon steinheimensis* est nettement plus brachyrhynque. D'autre part, la faunule de Mélinés est renouvelée avec l'apparition des genres *Trocharion* et *Trochotherium*. Enfin, à La Grive Saint-Alban, apparaissent les premiers avant-coureurs de la faune pontienne, avec *Progenetta* et *Hyaena*.

Origine de la faune des Carnivores de Sansan. — Un regard sur les origines des Carnassiers de Sansan n'est pas sans intérêt.

Chez les Canidés, *Amphicyon major* descend en ligne directe, à travers l'*Amphicyon cf. major* des Sables de l'Orléanais et de l'*Amphicyon crassidens* de l'Aquitanien, d'une forme d'*Amphicyon* contemporaine

Source : MNHN, Paris

des Phosphorites du Quercy. Le genre a même vécu en France au moins dès le Stampien moyen car les Amphicyons de ce niveau sont déjà fort variés (*A. ambigus*, *A. budesquei*, *A. paluvolgros*). *Pseudocyon* est une forme rare commune non seulement dans le Vindobonien de Sansan, de Rimbez, de Ponsan-Soubiran et de Steinheim, mais aussi dans le Burdigalien de Chilleurs-aux-Bois et à Saint-Gérand-le-Puy. Ce genre très voisin d'*Amphicyon* doit pouvoir être greffé sur lui durant le Stampien. *Pseudaelurus* s'insère sur le tronc d'*Amphicyon socialis*. *Alopecocyon* est un genre curieux, auquel on n'a trouvé aucun enracinement dans la faune oligocène d'Europe et qui a dû arriver avec la grande migration miocène.

Les Hémicyonidés de Sansan, *Hemicyon* et *Plithocyon*, forment avec *Ursavus* trois rameaux divergents issus de *Cephalogale*, forme connue en France dès le Stampien moyen, à Comberatière (Lot-et-Garonne). *Hemicyon* est resté plus primitif et plus proche des formes de l'Oligocène moyen. Par contre *Plithocyon* et *Ursavus* sont plus évolués et présentent trop de caractères communs pour ne pas s'être séparés l'un de l'autre bien après qu'*Hemicyon* se soit détaché de leur tronc commun.

Le Procyonidé *Seldosserigyon* est un isolé dans la faune européenne.

Chez les Mustélinés, *Martes (Sansanoris) sansaniensis*, aux tuberculeuses si particulières, ne peut dériver de *Plesictis* ou de tout autre Mustélidé des Phosphorites du Quercy. C'est donc un immigré miocène. *Propotorinx sansaniensis*, avec la perte précoce de sa P_1 et le talonide très allongé et creux de sa carnassière inférieure, est au contraire trop en avance sur le stade d'évolution des derniers Paléo-Mustélidés demeurés jusque dans le Burdigalien et doit aussi être arrivé en Europe par immigration seulement au Miocène. Ses affinités avec le genre actuel nord-américain *Mephitis*, si elles se trouvent confirmer un jour par l'étude des dents supérieures, s'expliqueront ainsi facilement. *Ischyrictis zibethoides*, dont on ne retrouve pas non plus les racines dans la faune des Phosphorites du Quercy, est aussi un immigré. On peut d'ailleurs constater, d'une manière générale, que les Mustélidés des Phosphorites n'ont pour ainsi dire pas évolué du Stampien au Burdigalien et l'apparition brusque à la base de cet étage d'un contingent important de Mustelidés d'un type nouveau (*Martes*, *Laphictis*, *Broiliana*, *Stromeriella*, *Miomephitis*) montre assez que ces derniers ne peuvent être issus des formes de l'Oligocène d'Europe, mais représentent la première vague des immigrants miocènes. Les derniers *Plesictis* et *Amphictis* se trouvent à Wintershof-West, au milieu de cette faune nouvelle, et c'est certainement l'arrivée de ces Néo-Mustelidés qui a été la cause de leur extinction définitive.

A côté des Mustélinés, *Miomictis* doit, pour les mêmes raisons, et jusqu'à plus ample information, se rattacher à ce groupe d'immigrés miocènes.

Les Mélines ont été particulièrement florissants au Miocène. Mais, tandis qu'après leur arrivée dans nos régions les autres rameaux de Mustélidés ont fait souche et peuvent être suivis de niveau en niveau jusqu'au sommet du Vindobonien, aucun lien phylétique ne relie entre elles les différentes formes de Mélinés. Cette famille s'est donc renouvelée

Source : MNHN, Paris

en Europe par immigrations successives. Une première vague arrive au Burdigalien ancien, avec *Broiliana* et *Stromeriella*. Ce dernier genre est d'ailleurs connu non seulement à Wintershof mais aussi dans le gisement burdigalien inférieur de Rubi, dans le Vallès-Penédès, en Espagne. Les faunules de Mélinés des sables de l'Orléanais et des Faluns du Blésois nous sont encore cachées. Helbing a juste signalé *Trochictis* à Baigneaux-en-Beauce. Une troisième vague d'arrivants miocènes est connue à l'Helvétien moyen, avec *Taxodon* et *Melidellavus*, à Sansan. Un quatrième flot d'immigration est celui du Tortonien, avec *Trocharion* et *Trocholherium*. *Paleomeles* semble à la même époque être particulier à l'Espagne. Enfin *Plesiomeles* du Vallésien espagnol doit correspondre à une ultime arrivée, rattachable à l'ensemble des migrations précédentes.

Chez les Viverridés, *Semigenetta* est déjà tout constitué au Burdigalien. Selon Dehm, si *Paleoprionodon* est le plus ancien des Viverridés, sa carnassière inférieure est déjà trop feline pour permettre une filiation directe avec *Semigenetta*, qui apparaît donc comme un immigré miocène. On pourra appliquer le même raisonnement pour *Viverra* qui fait donc partie des arrivants miocènes. Le genre *Herpestes* est connu en France depuis le Stampien supérieur. Mais si les formes oligocènes se sont prolongées au Miocène, l'ancêtre même de la petite espèce de Sansan, *Herpestes aurelianensis*, est inconnu avant le Burdigalien et je la considérerai comme une arrivante miocène.

Enfin chez les Félidés, *Pseudailurus quadridentatus* et *Pseudailurus (Schizailurus) lorteti* dérivent évidemment de *Proailurus* que l'on connaît non seulement dans l'Aquitanien mais dans le Stampien supérieur de Branssat, Coderet, Chaptuzat et qui s'enracine par *Haplogale* dans le groupe des Sténoplésictoïdés de Teilhard de Chardin, groupe florissant à l'époque des Phosphorites du Quercy et remontant au moins au Stampien. *Pseudailurus* est donc une forme autochtone.

Par contre *Sansanosmilus* est un immigré miocène. On ne peut le rattacher ni à *Eusmilus* ni à *Dinailurictis*. Chez ce dernier en effet la carnassière supérieure est encore très primitive tandis que la canine supérieure atteint presque la dimension de celle de *Sansanosmilus grivensis*.

Originalité des Carnivores parmi la faune des Mammifères du Vindobonien européen. — En résumé, on peut distinguer parmi les Carnivores de l'Helvétien de Sansan deux lots nettement séparés : Mustélidés, Viverridés, Nimravinés, Procyonidés, Simocyoninés forment un contingent d'espèces arrivées récemment par migration tandis que Amphicyoninés, Hémicyoninés et Félinés sont des autochtones, issus par évolution sur place de formes ayant vécu en France dès le Stampien moyen.

L'aspect de cette faune peut se schématiser ainsi : les grandes formes, à la fois les plus fortes et les plus florissantes, sont autochtones tandis que les petites sont des immigrés miocènes. Au contraire, dans les autres Ordres de grands Mammifères, les éléments les plus marquants de la faune miocène sont des immigrés : Primates et Proboscidiens, ainsi que la majorité des Artiodactyles (*Dicrocerus*, *Antilope*, *Dorcatherium*,

Source : MNHN, Paris

Listriodon), et l'Équidé *Anchitherium*. Par ailleurs *Macrotherium*, *Brachypotherium* et *Dicerorhinus* ne sont connus plus bas que dans l'Aquitanien, ainsi que la forme ancestrale de *Palaeoneryx*, *Amphitragulus*. Seuls parmi les Ongulés, *Aceratherium* et *Hyotherium* s'enracinent dans la faune des Phosphorites.

La faune d'Herbivores s'est donc plus renouvelée en Europe au Miocène que celle des grands Carnassiers. Il eût pourtant été logique que les Herbivores arrivant de lointaines régions aient été accompagnés de leur cortège habituel de prédateurs. Si ceux-ci ne les ont pas suivis, c'est qu'ils étaient à un même stade d'évolution que les formes européennes autochtones, ou à un stade inférieur. J'en veux pour confirmation que les seuls Carnassiers de grande taille arrivés certainement en Europe par migration dans la première partie du Miocène, *Sansanosmilus* et *Hyaenaelurus*, sont justement l'un un Paléo-Félidé et l'autre un Créodonte.

Destin des Carnivores de Sansan. — De la faune des Carnivores de Sansan, seuls les genres *Martes*, *Viverra* et *Herpestes* existent encore de nos jours. *Pseudailurus (Schizailurus) lorteti* a aussi donné par le Lynx une descendance jusqu'à l'époque actuelle. Toutes les autres formes se sont éteintes. Devant une destruction aussi complète, je n'examinerai que le problème de la disparition des grandes formes.

Lorsqu'au Pontien les grands Machairodus, les *Felis* et les Hyènes sont entrés en concurrence avec les Amphicyonides, les Hémicyonides, *Sansanosmilus* et *Hyaenaelurus*, l'avantage a tourné aux nouveaux arrivants. Je pense que parmi les secrets de cette réussite viennent en premier lieu un psychisme plus avancé et une plus grande vélocité.

Dans le Pléistocène de Rancho-la-Bréa, les marais d'asphalte qui ont servi de piège naturel aux animaux vivant sur leurs bords ont livré un nombre impressionnant de squelettes de *Smilodon californicus* et d'*Aenocyon dirus*, Machairodontiné et Caniné à volume cérébral particulièrement petit, tandis que *Felis atrox*, leur contemporain et concurrent, dont la capacité cérébrale était beaucoup plus importante, n'y est représenté que bien plus discrètement. Scott a proposé une explication de cet état de chose en soutenant que *Felis atrox*, dont la capacité crânienne était beaucoup plus importante, était plus intelligent et devait éviter les étangs dangereux de Rancho-la-Brea tandis que les deux Carnassiers à petit cerveau se laissaient plus facilement surprendre dans ces sols mouvants. Une telle explication est très suggestive et mainte fois au cours des âges des Carnassiers dominateurs ont dû ainsi se montrer plus avisés dans le choix de leur terrain de chasse que des prédateurs contemporains d'un type plus archaïque.

Cependant, dans le cas qui nous occupe, la vérité est certainement plus complexe. Si les crânes conservés de *Plithocyon armagnacensis*, *Hemicyon ursinus*, *Dinocyon teilhardi* et *Amphicyon sinapus*, l'équivalent américain de notre *Amphicyon major*, montrent des capacités crâniennes relativement plus faibles que celle des *Felis*, celle des *Hyaena* ne leur est guère supérieure. C'est que l'Hyène est un charognard qui n'entre pas

Source : MNHN, Paris

en concurrence avec le Lion. Les seuls gibiers qu'elle chasse sont d'une taille plus petite que les proies convoitées par le Lion. Les deux animaux peuvent donc coexister. Au contraire Amphicyonides et Hémicyonides sont à la fois chasseurs de proies de grande taille et charognards. Ils sont donc entrés en concurrence directe avec les *Felis* et *Machairodus aphanistus*. Or ce qu'on sait du squelette de *Machairodus aphanistus* permet de supposer que l'animal était digitigrade au même titre que le Lion. Les grands Carnassiers de Pikermi étaient donc tous digitigrades. On a vu au contraire que les Hémicyonides et les Amphicyonides avaient bien tenté d'acquérir la station digitigrade mais n'y étaient parvenus que très imparfaitement. Je pense que ces animaux ont été éliminés parce que trop lents dans la poursuite des proies. Le seul Ursidé ayant survécu dans cette débâcle est *Ursavus*, grâce certainement à son régime omnivore qui lui a permis de subsister dans les mêmes régions. D'autre part les descendants des *Pseudailurus* du Vindobonien d'Europe ont dû acquérir vers cette époque une station digitigrade parfaite, tandis que *Sansanosmilus*, à capacité crânienne sensiblement équivalente à celle de *Machairodus aphanistus*, mais plantigrade, a disparu.

Les Ursidés à tendance trop exclusivement carnivore n'ont pu reconquérir depuis le terrain perdu par les Hémicyonides, malgré l'expansion des *Hyaenarctos* au Ponto-Pliocène. Aujourd'hui les Ours carnivores, grands animaux exclusivement plantigrades, sont relégués dans les régions déshéritées du globe, hautes montagnes ou régions polaires et sub-polaires. Il est intéressant de noter que d'autres Carnassiers de forte taille et aussi plantigrades ont subi le même sort, tels *Gulo luscus*, le Glouton et *Ailuropoda melanoleucus*, le grand Panda. Dans les régions chaudes du globe, où sont pour les Carnassiers les grands terrains de chasse, tous les prédateurs de moyenne et grande taille sont digitigrades sauf *Cryptoprocta*, qui est plantigrade mais qui justement vit isolé à Madagascar et doit je pense sa survivance au fait qu'aucun *Fetidea* digitigrade de taille comparable ne soit entré en concurrence avec lui.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

Cette révision des Carnivores du Miocène de Sansan a apporté les résultats nouveaux suivants :

A. — *La Genèse du gisement.*

Les animaux ont été pris au piège et enlisés dans les boues d'un fond de marécage plus ou moins temporaire aux périodes de demi-assèchement de celui-ci.

B. — *Paléontologie descriptive.*

1. Liste révisée des Carnivores de Sansan :

Canidés : *Amphicyon major*
Pseudocyon sansaniensis

Source : MNHN, Paris

	Pseudarctos bavaricus
	Alopecocyon goeriachensis
Ursidés :	*Hemicyon sansaniensis*
	Plithocyon armagnacensis
	Hemicyoninae gen. sp. indét.
Procyonidé :	*Schlossericyon viverroides*
Mustelidés :	*Ischyrictis zibethoides*
	Martes sansaniensis
	Propulorinus sansaniensis
	Mustelinae gen. sp. indét.
	Taxodon sansaniensis
	Melidellavus leptorhynchus
	Mionictis dubia
Viverridés :	*Semigenetta minuta*
	Viverra modica
	Herpestes aurelianensis
Félidés :	*Pseudailurus quadridentatus*
	Pseudailurus lorteti
	Sansanosmilus palmidens

2. Canidés.

a) Description du squelette d'*Amphicyon major*, grand Carnassier plantigrade, au membre antérieur très ursoïde mais au membre postérieur plus félin. *A. major* est le plus redoutable prédateur de son temps et allie à cette fonction celle de broyeur d'os. Les variations individuelles portant sur la taille sont très importantes ; les petites femelles n'atteignent que les deux tiers de la taille des plus grands mâles.

b) Pseudocyon sansaniensis est plus trapu et plus court sur patte qu'*A. major*.

c) Présence d'*Alopecocyon goeriachensis*, le plus ancien connu.

3. Ursidés.

Trois formes de grande taille coexistent à Sansan, avec prédominance d'*Hemicyon sansaniensis* et *Plithocyon armagnacensis*. Ces animaux sont semi-digitigrades, pourchassent leurs proies et sont aussi broyeurs d'os.

4. Procyonidés.

Présence très probable du rarissime *Schlossericyon viverroides*.

5. Mustélidés.

Groupe bien représenté à Sansan.

a) Description du squelette d'*Ischyrictis zibethoides*, gros animal lourd rappelant par ses proportions le Glouton.

Source : MNHN, Paris

b) Description de *Martes (Sansanictis) sansaniensis sub. genus nov.*, curieux Mustélidé ayant conservé des tuberculeuses très primitives et en particulier une importante M^2.

c) Les Mélinés sont représentés par deux genres, *Melidellavus gen. nov.* et *Taxodon*.

d) Description du squelette de *Mionictis dubia*, qui est un Lutriné. Cette sous-famille groupe des Mustélidés se ressemblant par une adaptation commune à la vie aquatique, mais sans lien phylétique véritable. C'est un groupe de convergence.

6. Viverridés.

Présence de *Semigenetta nutata*, *Herpestes aurelianensis* et *Viverra modica*, identiques aux formes de La Grive Saint-Alban.

7. Félidés.

a) Description du squelette de *Pseudailurus quadridentatus*, animal rappelant le Lynx par sa biologie.

Dans la lignée des Félins, P_2 tombe avant P_1.

b) Pseudailurus lorteti est plus primitif que *Pseudailurus quadridentatus* et se rapproche davantage de *Proailurus*.

c) Sansanosmilus palmidens est un Nimravidé, mais d'un rameau différent de celui qui a mené à *Hoplophoneus* et à *Eusmilus*. C'est un prédateur redoutable, plantigrade et grimpant facilement aux arbres. Ses mœurs peuvent se comparer d'une certaine manière à celles du Jaguar.

C. — *Résultats généraux.*

1) Les Carnassiers de grande taille (Amphicyonidés, Hémicyonidés, Félins) sont tous autochtones sauf *Sansanosmilus* et s'enracinent dans la faune des Phosphorites du Quercy.

2) Les petits Carnassiers (Mustélidés, Viverridés, Procyonidés, Simocyoninés) et *Sansanosmilus* sont des immigrants miocènes.

3) Les grands Carnassiers qui ont eu la prédominance dans nos régions au Vindobonien (Amphicyonidés et Hémicyonidés) ont disparu au Pontien, éliminés par les Carnassiers de la faune de Pikermi qui possédaient une digitigradie plus parfaite et un plus grand cerveau.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Adams (G.I.) 1896 *a*. — On the species of *Hoplophoneus*. *Amer. Naturalist*, t. XXX, p. 46.

— 1896 *b*. — The extinct Felidae of North America. *Amer. Journ. Sc.* (4), t. I, p. 419.

Blanville (H. M. Ducrotay de) 1841. — Ostéographie et description iconographique des Mammifères récents et fossiles (Carnivores). 2 volumes, Paris.

Bruce (B. A.) 1883. — Observations upon the Brain Casts of Tertiary Mammals. *Contr. Mus. Géol. Arch.*, Princeton College, t. III, p. 36.

Chauveau (A.) et Arloing (S.) 1903. — Traité d'Anatomie comparée des animaux domestiques. 5e édition. Paris.

Cintract (R.) 1950. — Catalogue des échantillons types des Collections de Paléontologie du M.N.H.N. de Paris (Mammifères). *Bull. Mus. Nat. Hist.* (2), t. XXII, p. 1.

Colbert (E. H.) 1939. — Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, t. LXXVI, II, p. 47.

— 1941. — The ancestral Ursid, *Hemicyon* in Nebraska. *Bull. Univ. Neb. State Mus.* Lincoln, Nebraska, 2, p. 49.

Cope (E.D.) 1880. — On the extincts cats of America. *Amer. Naturalist*, t. XIV, p. 833.

— 1893. — A preliminary report on the Vertebrate Paleontology of the Llano Estacado. *Geol. Survey* Texas, Austin.

Couturier (M.) 1954. — L'Ours brun. Grenoble.

Crouzel (F.) 1957. — Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine. *Bull. Carte Géol. Fr.*, n° 248, t. LIV, 1956.

Crusafont (M.) 1954. — Catalogo paleomastologico del Mioceno del Vallés-Penedés y de Catalayud-Teruel. Seg. cursillo Paleont. Sabadell.

— 1955. — Données biogéographiques relevées par la paléomammalogie du Miocène espagnol. Colloque inter. Paris.

— 1956. — Analisis bioestadistico de las faunas de mamiferos fosiles del Vallés-Penedés. *Cursillos y conferencias del Inst. « Lucas Mallada »*. Fasc. III.

— 1956. — Catalogos paleomastologicos. a) cuenca del Vallés-Penedés. Tercer cursillo de Paleont. Sabadell.

— 1959. — Trouvaille en Espagne du plus ancien Procyonidé d'Eurasie. *Ann. Paléont.*, t. XLV.

Crusafont (M.) Villalta (J. F. de) et Truyols (J.) 1955. — El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. Mem. y. comm. del Instit. Geol. Prov. t. XII, Barcelone.

Dehm (R.) 1950. — Die Raubtiere aus dem Mittel-Miozän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstatt in Bayern. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, N.F., 58.

Depéret (Ch.) 1887. — Recherches sur la sucression des faunes de Vertébrés miocènes de la vallée du Rhône. *Arch. Mus. Hist. Nat.*, Lyon, t. IV.

— 1892. — La faune de Mammifères miocènes de la Grive Saint-Alban. *Ibid.*, t. V.

— 1923. — Notes paléontologiques sur l'Oligocène de la Limagne. Première partie : Vertébrés. *Bull. Carte Géol. Fr.*, n° 147, t. XXVI, p. 147.

Depéret (Ch.) et Gomez-Llueza 1928. — Sur l'*Indarctos arctoides* et la phylogénie des Ursidés. *B.S.G.F.*, 4e série, t. XXVIII, p. 151.

Depéret (Ch.) et Rerolle (L.) 1885. — Mammifères fossiles du bassin lacustre miocène supérieur de la Cerdagne *B.S.G.F.*, 5e série, t. XIII, p. 488.

Source : MNHN, Paris

Dollfus (G.F.). 1915. — Étude sur la Molasse de l'Armagnac. *B.S.G.F.*, 4e série, t. XV, p. 335.

Erdbrink (D.P.) 1953. — A review of fossil and recent bears of the old world (Deventer).

Fabrini (E.) 1890. — I Machairodus *(Megantereon)* del Valdarno superiore. *Boll. Comit. Geol. d'Italia*, t. III, 1.

Filhol (M.) 1879. — Étude des Mammifères fossiles de Saint-Gérand-le-Puy (Allier).

— 1880. — Observations sur le genre *Proailurus. Ann. Soc. Sc. Phys. et Nat.*

— 1883. — Notes sur quelques Mammifères fossiles de l'époque miocène. *Arch. Mus. Lyon*, t. III.

— 1891. — Études sur les Mammifères fossiles de Sansan. *Ann. Soc. Géol.*, t. XXI.

Fraas (O.) 1885. — Beiträge zur Fauna von Steinheim. *Jahresh.-Ver. Vaterl. Nat. Wurtemberg.* Stuttgart.

Frick (Ch.) 1926. — The Hemicyoninae and an American Tertiary Bear. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, t. LVI.

Gaillard (Cl.) 1899. — Mammifères miocènes nouveaux ou peu connus de la Grive Saint-Alban. *Arch. Mus. Lyon* t. VII.

Gaudry (A.) 1862-1867. — Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Paris.

Gervais (P.) 1848-1852. — Zoologie et Paléontologie française. 1re édition. 1859. 2e édition. Paris.

— 1870. — Mémoire sur les endocrânes des Carnivores vivants et fossiles. *N. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris*, t. VI, p. 122.

— 1876. — Zoologie et paléontologie générale. 2e série. Paris.

Ginsburg (L.) 1955. — De la subdivision du genre *Hemicyon* Lartet. *B.S.G.F.*, 6e série, t. V, p. 85.

— 1956. — Affinités et originalité structurale de *Sansanosmilus palmidens* Bl. (Miocène moyen de Sansan). *C.R.A.S.*, t. CCLXII, p. 2.654.

Hay (O.P.) 1902. — Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North america. Bull. U. S. Geo. Survey, no 179.

Helbing (H.) 1923. — Zur Milchbezahnung von *Amphicyon lemanensis* Pomel. *Ecl. Geol. Helv.*, vol. XVIII, no 2, p. 295.

— 1925. — Das Genus *Hyaenaelurus* Biedermann. *Ibid.* vol. XIX, no 1, p. 214.

— 1927*a*. — Zur Definition des Genus *Trochictis. Ibid.* vol. XX, no 2, p. 302.

— 1927*b*. — Une Genette fossile trouvée dans les argiles de Captieux (Gironde) *Verhandl. d. Naturf. Gesell.* Bâle, Bd. XXXVIII, p. 305.

— 1928. — Carnivoren aus der miocanen Molasse der Schweiz. *Ecl. Geol. Helv.*, vol. XXI, no 2, p. 232.

— 1928. — Carnivoren des oberen Stampien. *Abd. Schweiz. Paleont. Gesell.* Basel, t. XLVII.

— 1929 *a*. — Zur Osteologie von *Amphicyon crassidens* Pomel. *Verhandl. Naturf. Gesell.* Basel, t. XL, p. 280.

— 1929 *b*. — *Pseudocyon sansaniensis* Lartet von Steinheim am Albuch. *Ecl. Geol. Helv.*, vol. XXII, no 2, p. 180.

— 1930. — Zur Kenntniss der Miocänen « *Mustela* » *zibethoides* Blainville. *Ibid.* vol. XXIII, no 2, p. 637.

— 1932. — Ueber einen Indarctos Schädel aus dem Pontien des Insel Samos. *Abd. Schw. Paleont. Gesell.* Basel, LII.

— 1936. — Die Carnivoren des Steinheimer beckens. A. Mustelidae. *Paleontographica*, suppl. Bd. III.

Hofmann (A.) 1890. — Ueber einige Saugethierreste aus den Miocänschichten von Feisternitz bei Eibiswald in Steiermark. *Jahrbuch des K. K. Geol. Reichs.* Bd. XL.

Source : MNHN, Paris

— 1893. — Die Fauna von Göriarh. *Abd. K. K. Geol. Rech.* Bd. XV.

Hough (J.) 1949. — The habits and adaptation of the Oligocene Sabre-tooth Carnivore *Hoplophoneus*. *Geol. Survey* Prof. paper 221-H, p. 125.

Hurzeler (J.) 1944. — Zur Revision der europaische Hemicyoniden. *Verhandl. naturf. Gesell. Basel*, t. LV, p. 130.

— 1945. — Zur Kenntniss drs Extremitätenskalelts einiger oligocaener und Unterteilung des Aquitanirn. *Ecl. Geol. Hrlv.*, vol. XXXVIII, n° 2, p. 635.

— 1945. — Säugrtier palcontologisehe Bemerkungen zur Abgrezung und Untertrilung des Aquilanien. *Ibid.* vnl. XXXV, n° 2, p. 655.

Jaynes (H.) 1898. — The skeleton of the Cat. London and Philadelphia.

Koby (F.E.) 1949. — Le Dimorphisme sexuel des canines d'*Ursus spelaeus*. *Belo. Geol. Helv.*, vol. XLII, n° 2, p. 490.

Kretzoi (N.) 1929. — Materialen zur phylogenetischen klassification der Aelurolden. *X° Cong. Zool.*, p. 1293.

— 1938. — Die Raubtirre vnn Gombaszög nrbst einer Ubersicht der Gesamt fauna. *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hungarici.*, vol. XXXI, p. 88.

Kurten (B.) 1952. — The Chinese Hipparion Fanna. *Akad. Bokl.* Helsingfors.

— 1955. — Sex dimorphism anrl size Trends in the cave bear, *Ursus spelaeus* Rosrmnuller and Hrinzoth. *Geol. Inst. Helsingfors Univ.*

Lavocat (R.) 1951. — Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. Paris.

Lartet (E.) 1851. — Notice snr la colline de Sansan. Auch.

Lydekker (R.) 1884. — Siwalik and Narbada Carnivora. *Paleont. Indica*, Sérle 10-11.

Martelli (A.) 1906. — Su due Mustelidi e un Felide del Pliocene Toscana. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, t. XXV.

Matthew (W.D.) 1901. — Tertiary Mammalia of Northeastern Colorado. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 1, part. VII.

— 1910. — Thr phylogeny of thr Felidae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, t. XXVIII.

— 1921. — Thirl contribution ot the Snake Creek Fauna. *Ibid.* t. L.

Mayet (L.) 1908. — Étude des Mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Ann. Univ. Lyon*, fasc. 21.

Merriam (J.C.) et Stock (C.) 1932. — The felidar of Rancho la Brea. *Carn. Inst. Washington Publ.*

Michel (R.) 1946. — Un Intéressant problème de Paléobiologie : Putilisation des grandes canines en lames de poignard chez le Machairodus. *Rev. Sc. Nat. Auvergne*, N. S., 12, p. 43.

Orlov (J.A.) 1936. — Tertiäre Raubtiere des Westlichen Siberiens. 1. Machairodontinae. *Trav. Inst. Paleozool.* Moscon, t. V.

Pilgrim (G.E.) 1931. — Catalogne of the ponlian Carnivora of Europe. *Brit. Mus. Nat. Hist.* Lonlon.

— 1932 *a*. — *Trochictis*, *Enhydrictis* and *Trocharion*, with remarks on the Taxonomy nf the Mustelidae *Proc. Zool. Soc.*, 4.

— 1932 *b*. — The fnssil Carnivora of India. *Pal. Indica*, N.S., 18.

Piveteau (J.) 1931. — Les chats des Phosphorites du Quercy. *Ann. Paléont.*, t. XX.

Richard (M.) 1935. — Remarques snr le genre *Pseudaelurus* Gervais. *B.S.G.F.* 5e série, V, p. 479.

— 1946. — Contrilnntion à l'étnde dn Bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiairrs. *Mém. S.G.F.*, N. S., 52.

Source : MNHN, Paris

Roman (F.) et Viret (J.) 1934. — La faune des Mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). *Ibid.* N. S., 21.

Roth (J.) et Wagner (A.) 1885. — Die fossilen Knochenüberreste von Pikermi in Griechenland. *Abh. Bayern. Akad. Wiss. Math. Phys.*, t. VII.

Schaub (S.) 1925. — Ueber die Osteologie von *Machairodus cultridens* Cuvier. *Ecl. Geol. Helv.*, vol. XIX, n° 1, p. 255.

— 1931. — Observations critiques sur quelques Machairodontides. *Ecl. Geol. Helv.*, vol. XXVII, n° 2, p. 399.

— 1949. — Révision de quelques Carnassiers villafranchiens du niveau des Etouaires (Montagne de Perrier, Puy-de-Dôme). *Ibid.* vol. XLII, n° 2, p. 492.

Schlosser (M.) 1888-1890. — Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialer, Creodonten und Carnivoren der europäischen Tertiärs. *Beitr. z. Paläont. österr. Ungarn*, VII-VIII.

— 1899. — Ueber die Baren und Bärenähnlichen Formen das europäischen Tertiärs. *Paleontographica*, XLVI.

Scott (W. E.) 1889. — Notes on the osteology and systematic Position of *Dinictis felina* Leidy. *Proc. Acad. Nat. Sc. of Philadelphia*, p. 211.

— 1913. — A history of land Mammals in the Western hemisphere.

Scott (W. B.) et Jepsen (G.L.) 1936. — The Mammalian Fauna of the White River Oligocene. Part. I. Insectivora and Carnivora. *Trans. Amer. philos. Soc.*, n° 5, t. XXVIII, p. 1.

Simpson (G.G.) 1941. — The species of *Hoplophoneus*. *Amer. Mus. Novit.* n° 1123.

— 1941. — The function of saber-like canines in Carnivorous mammals. *Ibid.*, n° 1130.

— 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, LXXXV.

Stehlin (H.G.) 1907. — Notices paléomammalogiques sur quelques dépôts miocènes des Bassins de la Loire et de l'Allier. *B.S.G.F.*, 4e série, t. VII, p. 525.

— 1917. — Miocäne Säugetierreste aus der Gegend von Elm (Prov. Hessen). *Verhandl. Naturf. Gesell. Basel*, t. XXVIII, 2, p. 191.

— 1925. — Catalogue des ossements des Mammifères tertiaires de la collection Bourgeois. *Bull. Soc. Hist. Nat. du Loir et Cher*, n° 18.

Stock (C.) 1934. — Skull and dentition of the American Miocene Cat, *Pseudaelurus*. *Bull. Soc. Geol. Amer.*, t. XLV, p. 1051.

Teilhard de Chardin (P.) 1914. — Les Carnassiers fossiles des Phosphorites du Quercy. *Ann. Paleont.*, t. IX.

Teilhard de Chardin et Piveteau (J.) 1930. — Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Ann. Paléont.*, t. XIX.

Testut (L.) 1890. — Myologie de l'*Ursus americanus*. *Journ. Int. Anat. Comp. et Pys.*, t. VII, p. 249 et 268.

Thenius (E.) 1947. — *Dinocyon thenardi* aus dem Miozän Osterreichts. *Sitz. Ost. Akad. Wiss.* I, 156, 3 et 4, p. 209.

— 1949. — *Martes gamlitzensis* H. v. Meyer. *Ibid.* I, 158, 9 et 10, p. 793.

— 1949. — Die Carnivoren von Göriach (Steiermarck). *Ibid.*, I, 158, 9 et 10, p. 695.

— 1949. — Zur Herkunft der Simocyoniden. Ibid. I, 158, 9 et 10, p. 799.

Toula (F.) 1884. — Ueber einige Säugethierreste von Göriach bei Turnau (Bruck ad. Mur) Steiermarck. *Jb. K.K. Geol. R. Anst.* XXXIV, Wien.

Trouessart (E. L.) 1886. — Catalogue des Carnivores vivants et fossiles. Paris.

Source : MNHN, Paris

VILLALTA (J. F. de) et CRUSAFONT (M.) 1943. — Contribution al conocimiento de *Albanosmilus jourdani* Filhol. *Cons. sup. Invest. cienl.* centro *Lucas Mallada.*

— 1943. — Los vertebrados del Mioceno continental de la cuenca Vallés-Panadés (Prov. de Barcelona). *Boll. Insl. Geol. y. Min. de* Espana, t. LVI, 3e série, 16.

— 1944. — Nuovos carnivoros del Vindobonisense de la cuenca del Vallès-Panadès. *Notes y comun. Insl. Geol. y. Min.* 13.

— 1951. — *Grivasmilus* remplaçant *Albanosmilus* (= *Sansanosmilus*). *C.R. Som. S.G.F.* 6e série, n° 2, p. 308.

VIRET (J.) 1929 *a.* — La faune de Mammifères de l'Oligocène supérieure de la Limagne bourbonnaise. *Ann. Univ. Lyon.* N.S.I. Sc. Méd., fasc. 47.

— 1929 *b.* — *Tomocyon grivensis nov. gen. n. sp.* et les Canidés de la Grive Saint-Alban (Isère). *B.S.G.F.* 4e série, t. XXIX, p. 217.

— 1933. — Contribution à l'étude des Carnassiers miocènes de La Grive Saint-Alban. *Trav. Lab. Geol. Fac. Sc. Lyon.*, fasc. XXI, mém. 18.

— 1939. — Monographie paléontologique de la faune des Verlébrés des sables de Montpellier. — *Ibid.* — fasc. XXXVII, mém. 2.

— 1950. — *Meles thorali* n. *sp.* du loess villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). *Eclog. Geol. Helv.* vol. XLIII, n° 2, p. 274.

— 1951. — Catalogue raisonné de la faune des Mammifères miocènes de La Grive Saint-Alban (Isère) I : Chiroptères, Carnivores, Édentés pholidotes. *N. Arch. Mus. Lyon*, fasc. III.

— 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Ibid.*, fasc. IV.

VIRET (J.) et CRUSAFOND (M.) 1955. — *Plesiomeles cajali n. gen. n. sp.*, un Méliné du Vallésien d'Espagne. *Ecl. Geol. Helv.*, vol. XLVIII, n° 2, p. 447.

WEGNER (R. N.) 1913. — Tertiär und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien) *Paleontographica*, 60, p. 175-274.

ZAPFE (H.). — 1950 Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an Neudorf an der March (CSR), Carnivora. *Ost. Akad. Wiss.*, I, 159, p. 109.

— 1951. — *Dinocyon thenardi* aus dem Unterpliozän von Drasburg im Burgenland. *Ost. Akad. Wiss.* I, 160, p. 227.

ZDANSKY (O.) 1924. — Jungtertäire Carnivoren Chinas. *Pal. Sinica*, C, vol. II, fasc. 1.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos 1
Historique 2
La genèse du gisement 4
Partie systématique 10

CANIDÉS Amphicyoninae
Amphicyon major 10
Pseudocyon sansaniensis 15
Pseudaretos bavaricus 52
Simocyoninae
Alopecocyon gorriachensis 54

URSIDÉS Hemicyoninae
Hemicyon sansaniensis 56
Plithocyon armagnacensis 60
Hemicyoninae incert. sed. 67
Squelette des Hémicyonides 68

PROCYONIDÉS Ailurinae
Schlossericyon viverroides 93

MUSTÉLIDÉS Mustelinae
Ischyrictis zibethoides 95
Martes sansaniensis 107
Propulorins sansaniensis 113
Mustelinae incert. sed. 116
Melinae
Taxodon sansaniensis 117
Melidellavus hyplorhynchus 120
Lutrinae
Mionictis dubia 123

VIVERRIDÉS Viverrinae
Semigenetta minuta 132
Viverra modica 135
Herpestinae
Herpestes murrhamensis 136

Source : MNHN, Paris

FÉLIDÉS Felinae

Pseudailurus quadridentatus 137
Pseudailurus lorteti 148

Eusmilinae

Sansanosmilus palmidens 152

CONCLUSIONS

La faune des Carnivores en Europe occidentale durant le Vindobonien 174
Origine de la faune des Carnivores de Sansan 175
Originalité des Carnivores parmi la faune des Mammifères du Vindobonien européen 177
Destin des Carnivores de Sansan 178

Résumé général 179

Bibliographie 183

Achevé d'imprimer le 16 Mai 1961

Printed in France. *Le Directeur-Gérant :* Prof. E. SÉGUY.

PIERRE ANDRÉ, IMP., 244 BOULEVARD RASPAIL, PARIS 14.
Dépôt légal : 2e trimestre 1961.

Source : MNHN, Paris

CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN

Planches

Source : MNHN, Paris

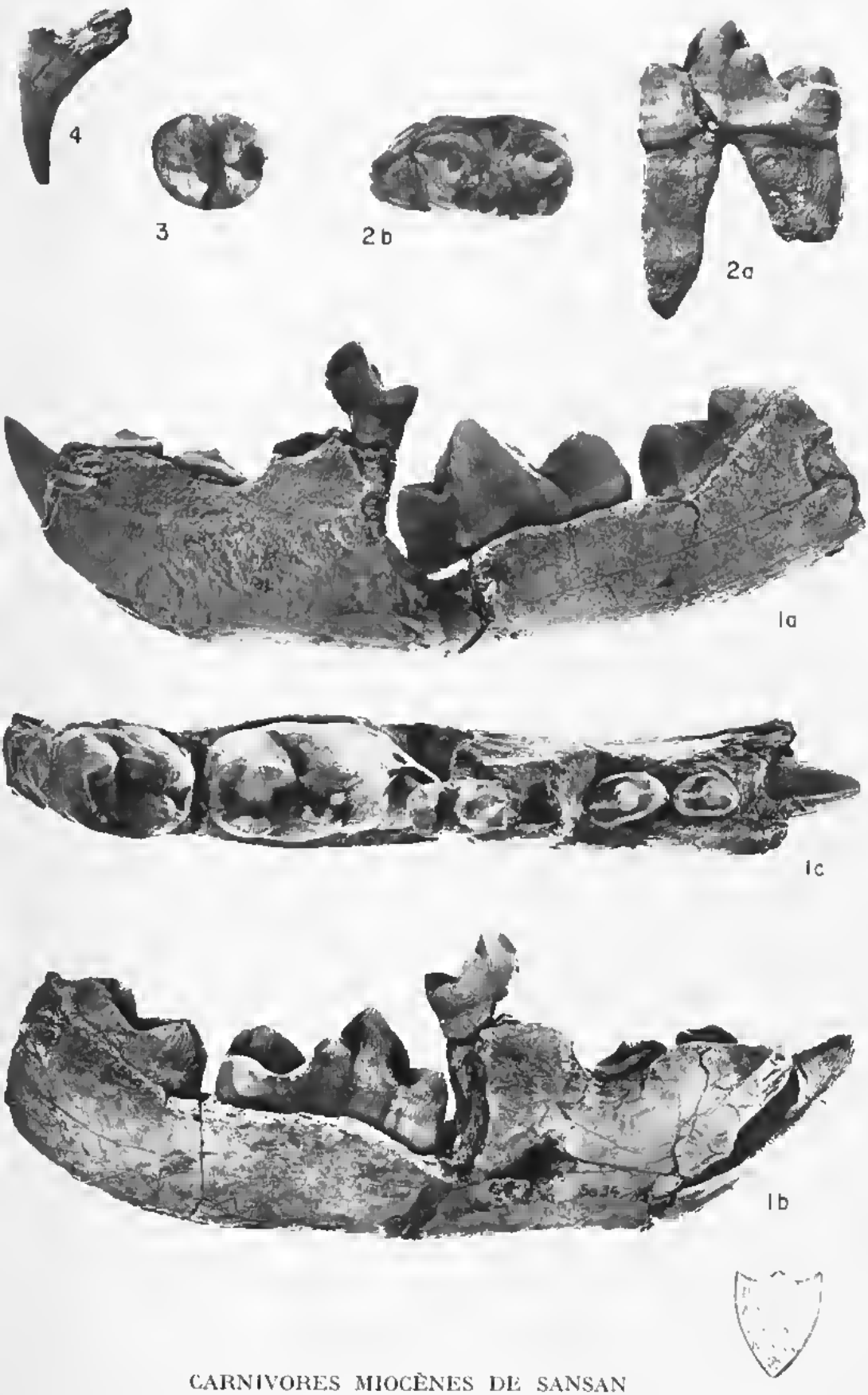
Planche I

Amphicyon major

Fig.	*N°s de catalogue*	
1	(34)	Mandibule gauche avec D_4, C, P_{2-3}, M_{1-2} : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
2	(15)	Carnassière inférieure droite : a, face interne ; b, vue occlusale.
3	(47)	Troisième molaire inférieure droite, vue occlusale.
4	(18)	Canine supérieure gauche de lait, face externe.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris



CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

Amphicyon major

Fig.	*N°s de catalogue*	
1	(36)	Mandibule droite avec P_4-M_3 : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale. Grandeur naturelle × 3/4.
2	(36)	Canine inférieure droite appartenant au même sujet que la mandibule précédente, face externe. Grandeur naturelle.

Les échantillons de cette planche appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Amphicyon major

Fig.	*N°s de catalogue*	
1	(35)	Mandibule gauche avec C, P_3-M_1, face externe. Grandeur naturelle × 3/4.
2	(4)	Fragment de maxillaire droit avec P^1-M^1 : a, vue occlusale ; b, face externe. Grandeur naturelle.
3	(30)	Deuxième tuberculeuse supérieure droite, vue occlusale. Grandeur naturelle.

Les échantillons de cette planche appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN

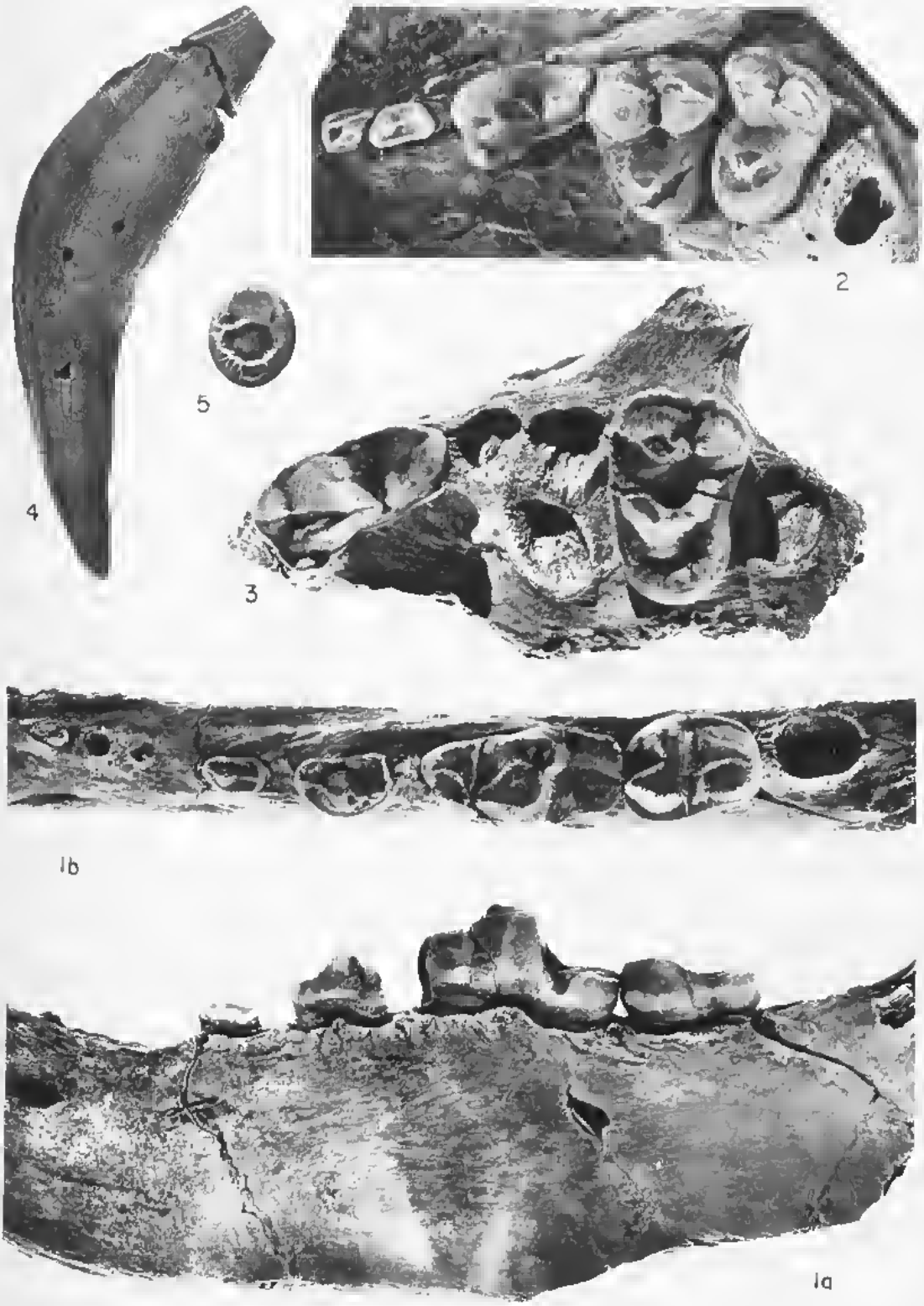
Planche IV

Amphicyon major

Fig.	*Nos de catalogue*	
1	(37)	Mandibule gauche avec P_3-M_2 d'un sujet femelle : a, face externe ; b, vue occlusale.
2	(3)	Fragment de maxillaire gauche avec P^2-M^2 du même sujet femelle qui a fournit la mandibule précédente, vue occlusale.
3	(5)	Fragment de maxillaire gauche avec P^4 et M^2 d'un sujet mâle, vue occlusale.
4	(22)	Canine supérieure droite d'un sujet femelle, face interne.
5	(31)	Troisième tuberculeuse supérieure d'un sujet femelle, vue occlusale.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris



CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN

Source : MNHN, Paris

Planche V

Pseudocyon sansaniensis

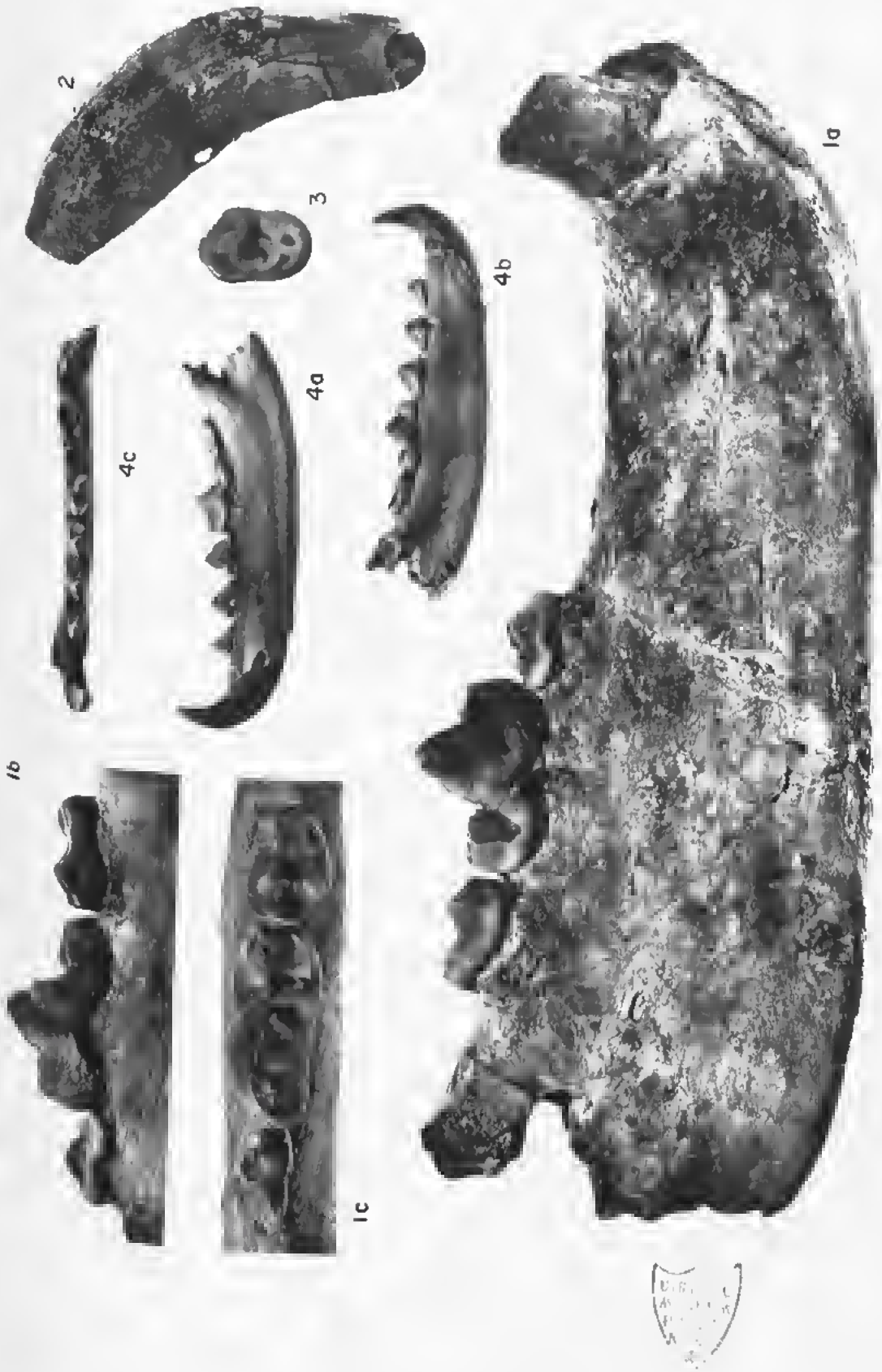
Fig.	*Nos de catalogue*	
1	(207)	Mandibule droite TYPE avec C, P_4-M_2 : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
2	(209)	Canine supérieure gauche, face interne.
3	(210)	Deuxième tuberculeuse supérieure gauche, vue occlusale.

Alopecocyon goeriachensis

4		Mandibule gauche avec C, P_2-M_2, du Muséum de Toulouse : a, face interne ; b, face interne ; c, vue occlusale.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et appartiennent, sauf indication contraire, aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris



CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

Plithocyon armagnacensis

N° de catalogue

(244) Double maxillaire TYPE avec I^3, C, P^3-M^2 droites, I^3, C, P^4-M^2 gauches, vue occlusale.

Cette pièce est reproduite en grandeur naturelle et appartient aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

Hemicyon sansaniensis

Fig.

1 Mandibule gauche avec C, P_2-M_3 du Muséum de Toulouse : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.

2 P^4-M^2 gauches du Muséum de Toulouse, provenant du même sujet qui a fourni la précédente mandibule, vue occlusale.

Les reproductions de cette planche sont faites en grandeur naturelle.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

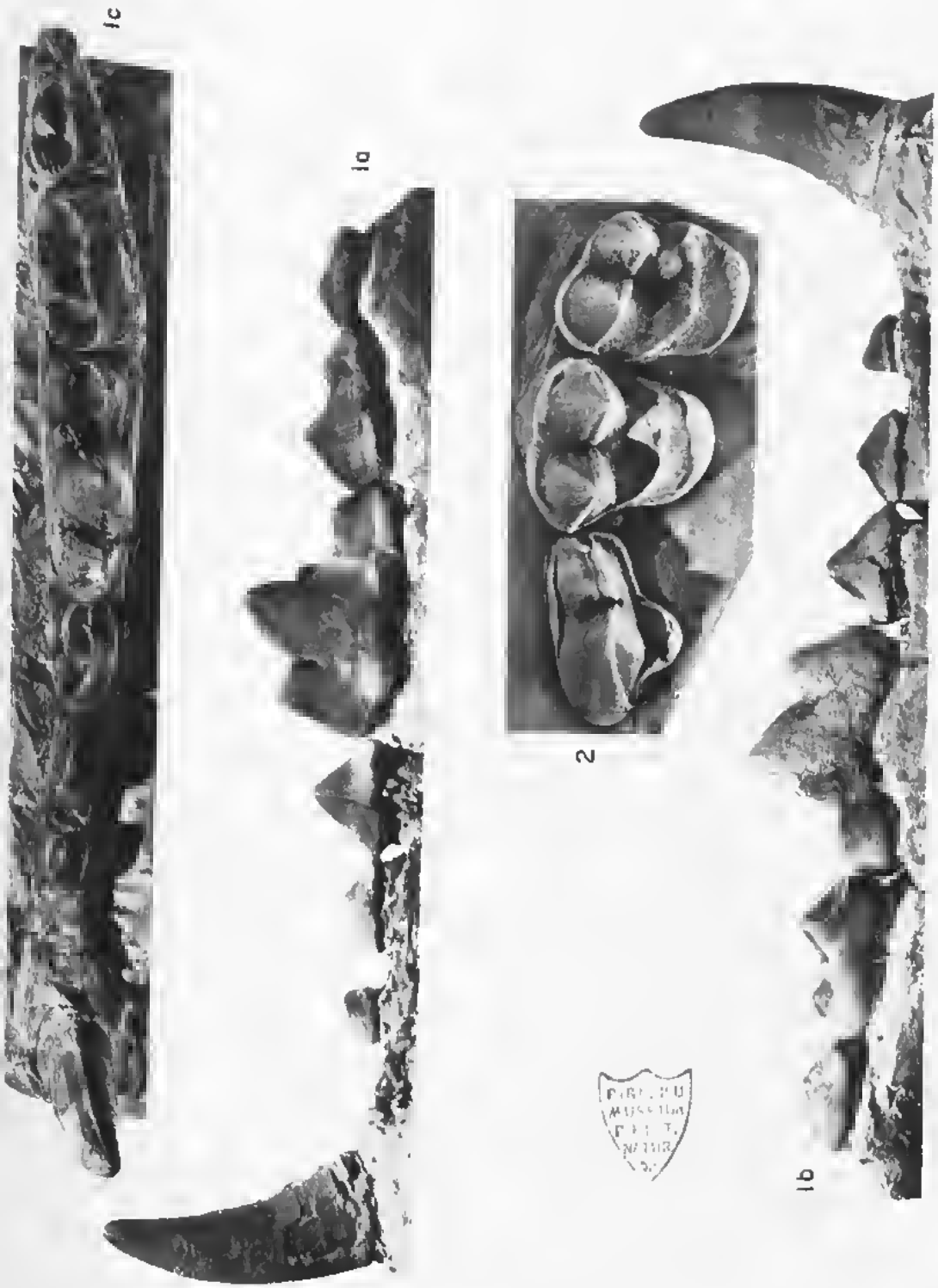


Planche VIII

Hemicyon sansaniensis

Fig.	*Nos de catalogue*	
1	(226)	Mandibule gauche TYPE avec P_3-M_3, face externe.
2	(232)	Deuxième incisive inférieure gauche : a, face interne ; b, face postérieure.
3	(299)	Carnassière inférieure droite : a, face externe ; b, vue occlusale.
4	(233)	Canine supérieure gauche d'un sujet mâle, face externe.
5	(240)	Canine supérieure gauche d'un sujet femelle, face externe.

Hemicyoninæ gen. sp. indét.

6	(267)	Troisième molaire inférieure gauche, vue occlusale.

Proputorius sansaniensis

7	(776)	Mandibule gauche TYPE avec C, P_3-M_1 : a, face externe ; b, vue occlusale.
8	(777)	Mandibule gauche avec C, P_3-M_1 : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
9	(779)	Mandibule gauche avec P_3-M_2 : a, face externe ; b, vue occlusale.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

Ischyrictis zibethoides

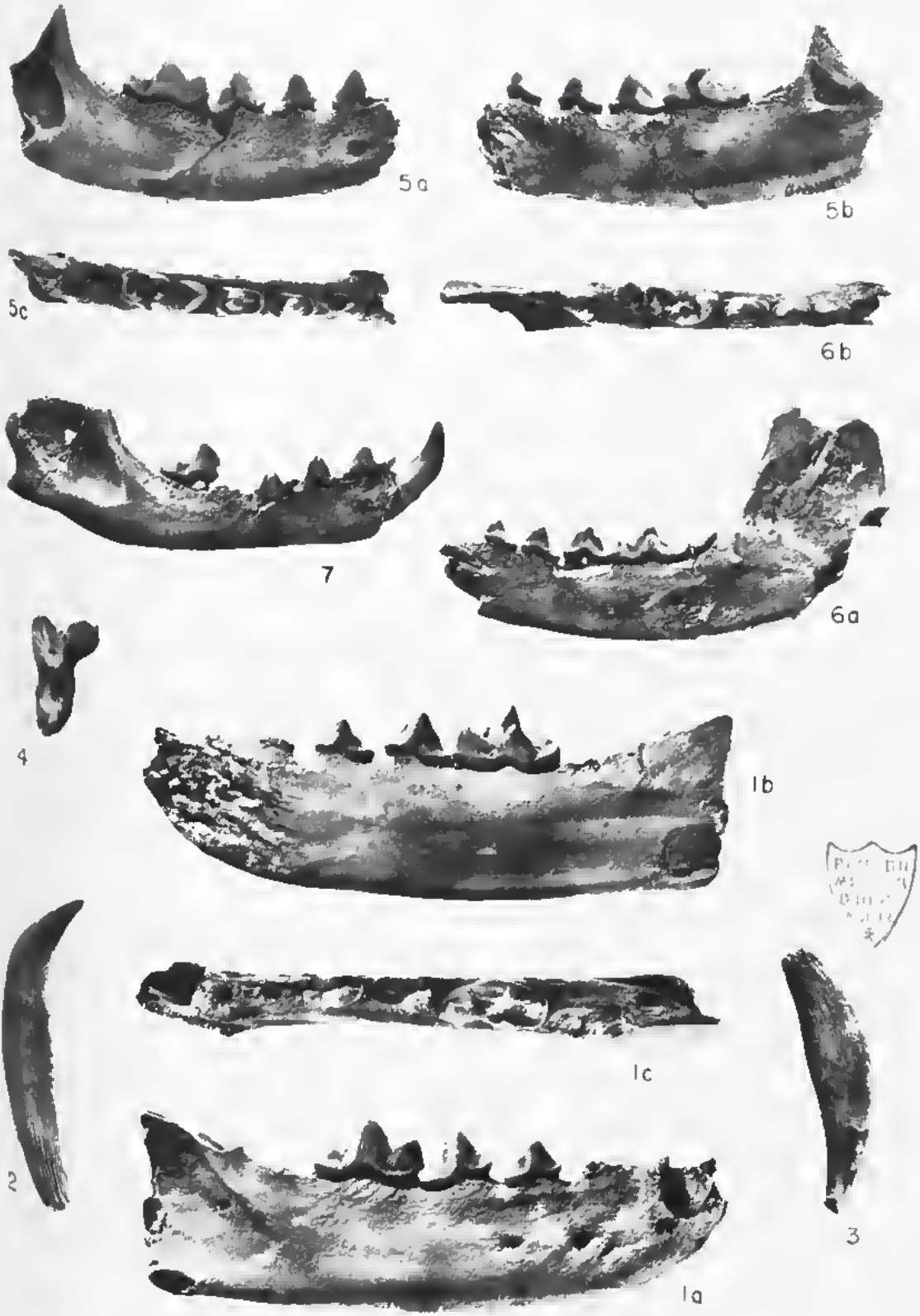
Fig.	*Nos de catalogue*	
1	(381)	Mandibule droite avec P_3-M_1 : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
2	(384)	Canine inférieure gauche, face externe.
3	(385)	Canine supérieure gauche, face interne.
4	(391)	Carnassière supérieure droite, vue occlusale.

Martes sansaniensis

5	(757)	Mandibule droite avec P_3-M_1 : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
6		Mandibule droite avec P_2-M_2, du Muséum de Toulouse : a, face interne ; b, vue occlusale.
7	(761)	Mandibule droite avec C-M_1^d, face externe.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et, sauf indication contraire, appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris



CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN

Source : MNHN, Paris

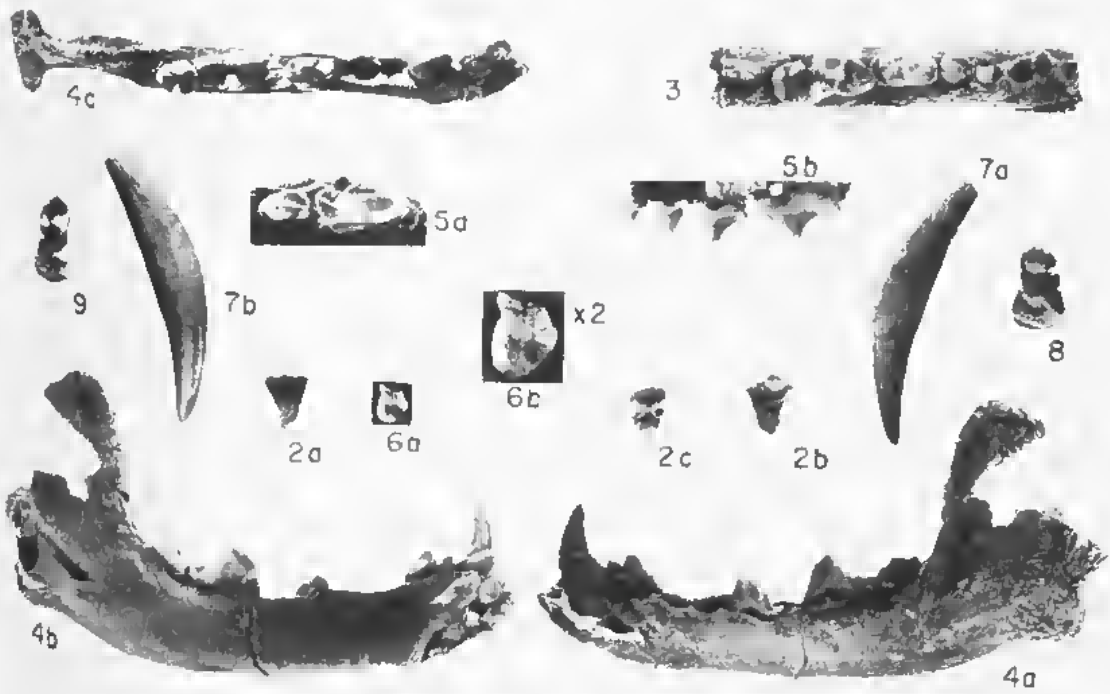
PLANCHE X

Martes sansaniensis

Fig.	*N°s de catalogue*	
1	(756)	Plaque d'argile violette avec les deux mandibules intactes d'un même sujet.
2	(756)	Deuxième molaire inférieure gauche détachée de la plaque d'argile précédente et provenant du même sujet que les deux mandibules : a, face externe ; b, face interne, c, vue occlusale.
3	(755)	Mandibule gauche TYPE avec P_4-M_1, vue occlusale.
4	(761)	Mandibule gauche avec C-P_2, P_4-M_2 : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
5	(761)	Fragment de maxillaire gauche avec P^1-P^4, provenant du même sujet que la mandibule précédente : a, vue occlusale ; b, face externe.
6	(761)	Deuxième tuberculeuse supérieure gauche brisée, appartenant au même sujet que les deux pièces précédentes, vues occlusales : a, en grandeur naturelle ; b, en grandeur naturelle × 2.
7	(767)	Canine supérieure gauche : a, face externe ; b, face interne.
8	(768)	Première tuberculeuse supérieure gauche, vue occlusale.
9		Première tuberculeuse supérieure droite, du Muséum de Toulouse, vue occlusale.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et, sauf indication contraire, appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Mustelinæ gen. sp. indét.

Fig.	*Nos de catalogue*	
1	(759)	Mandibule droite avec P_3-$\frac{a}{4}$, M_1 brisée : a face externe; b, vue occlusale.

Taxodon sansaniensis

2	(787)	Mandibule gauche TYPE avec P_4-M_1 : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
3		Fragment de mandibule gauche avec M_1, du Muséum de Bâle (Ss 5341) : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
4-5-6		Carnassières inférieures gauches, du Muséum de Bâle (Ss 642, Ss 5342, Ss 5343) : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
7		Carnassière supérieure droite brisée, du Muséum de Bâle (Ss 643), vue occlusale.
8		Première tuberculeuse gauche du Muséum de Bâle (Ss 643), vue occlusale.
9		Première tuberculeuse droite, du Muséum de Bâle (Ss 5353), vue occlusale.

Melidellavus leptorhynchus

10	(794)	Mandibule gauche TYPE avec M_1 : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
11	(796)	Canine supérieure droite : a, face externe ; b, face interne.

Mionictis dubia

12	(801)	Mandibule droite TYPE avec P_4-M_2 : a, face externe ; b, vue occlusale.

Semigenetta mutata

13	(813)	Fragment de maxillaire droit avec P^3-P^4 : a, vue occlusale ; b, face externe.
14	(814)	Fragment de maxillaire gauche avec P^3-M^1, provenant du même sujet que 813, vue occlusale.
15	(808)	Mandibule gauche avec P_3-M_1 : a, face interne ; b, vue occlusale.
16	(809)	Mandibule droite avec P_3-M_1, face externe.
17	(815)	Canine inférieure droite : a, face externe ; b, face interne.

Viverra modica

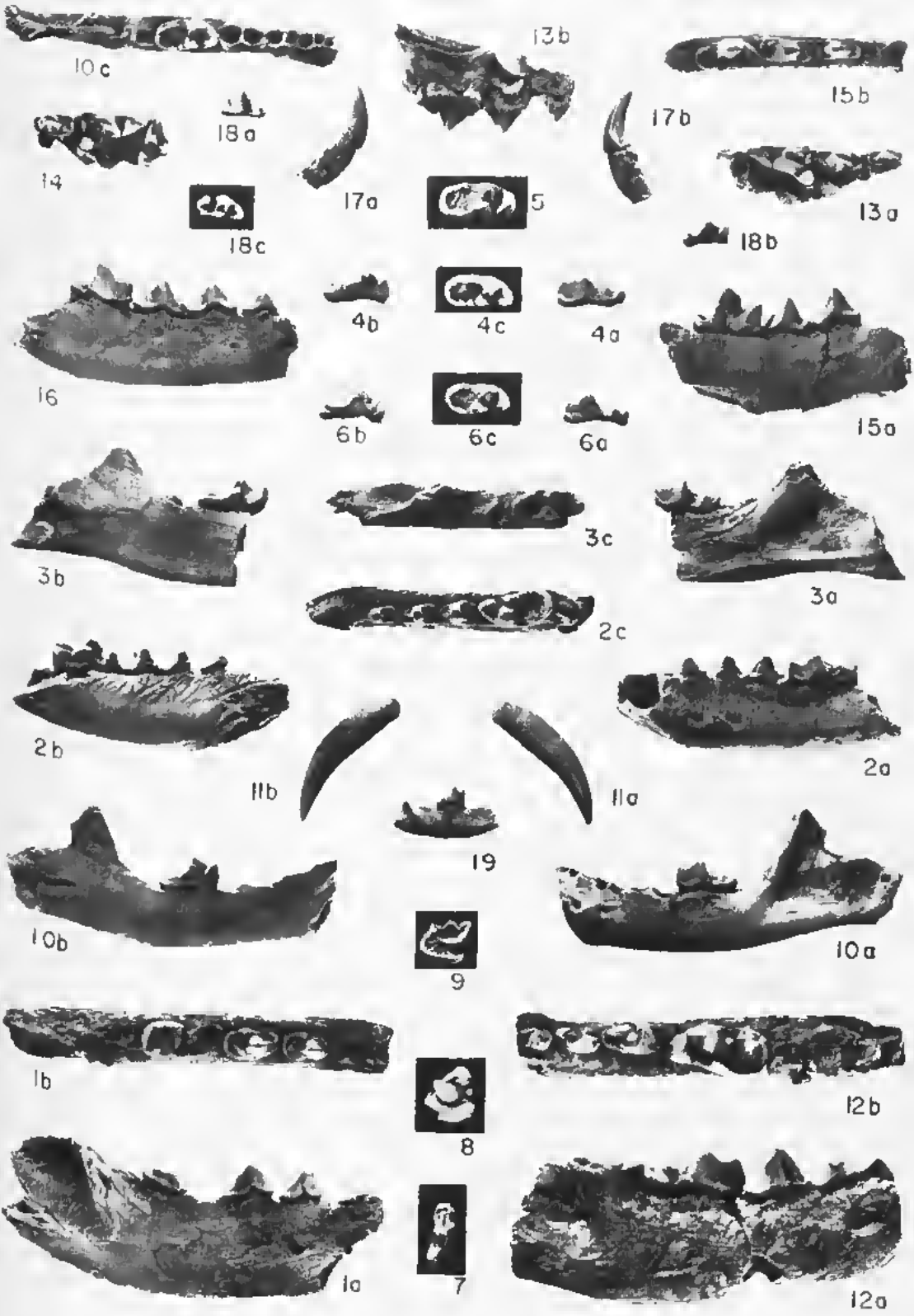
18		Carnassière inférieure gauche du Muséum de Bâle (Ss 5344) : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.

Herpestes aurelianensis

19		Mandibule droite avec M_1, du Muséum de Bâle (Ss 5340), face externe.

Les échantillons de cette planche figurés en grandeur naturelle et appartiennent, sauf indication contraire, aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.
Source : MNHN, Paris

Planche XII

Pseudailurus quadridentatus

Fig.	*N°s de catalogue*	
1	(623)	Canine supérieure droite : a, face externe ; b, face interne.
2	(613)	Fragment de maxillaire gauche avec P^3 et alvéoles de C, P_1 et P_2, vue occlusale.
3	(616)	Fragment de maxillaire droit avec P^4-M^1 : a, vue occlusale ; b, face externe.
4	(611)	Carnassière inférieure gauche : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.

Pseudailurus lorteti

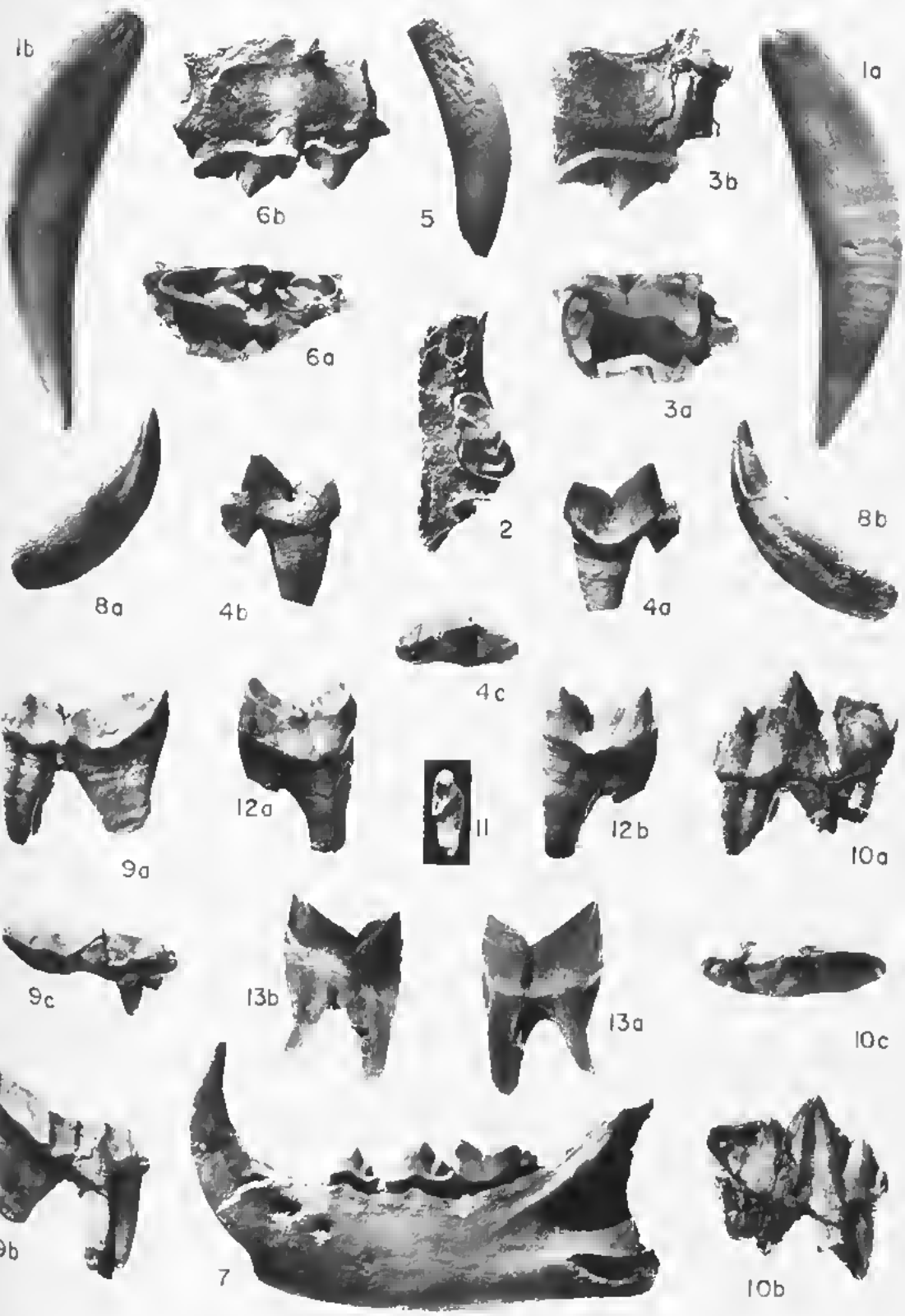
5	(723)	Canine supérieure droite, face externe.
6	(720)	Fragment de maxillaire droit avec P^3-M^1 : a, vue occlusale ; b, face externe.
7		Mandibule gauche avec C, P_3-M_1, du Muséum de Bâle (Ss 5330), face externe.
8	(725)	Canine inférieure droite : a, face externe ; b, face interne.

Sansanosmilus palmidens

9	(468)	Carnassière supérieure droite très usagée : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
10		Carnassière supérieure droite très fraîche, du Muséum de Toulouse : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.
11		Tuberculeuse supérieure droite, du Muséum de Bâle (Ss 5339), vue occlusale.
12	(460)	Carnassière inférieure droite : a, face externe ; b, face interne.
13	(459)	Carnassière inférieure gauche : a, face externe ; b, face interne.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et, sauf indication contraire, appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris



CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIII

Sansanosmilus palmidens

Fig.	*Nos de catalogue*	
1	(451)	Crâne complet, vue occlusale.
2	(463)	Troisième incisive supérieure gauche : a, face externe ; b, face interne.
3	(462)	Canine inférieure droite : a, face externe ; b, face interne.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris

CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIV

Sansanosmilus palmidens

Fig.	*N^os de catalogue*	
1	(451)	Crâne complet, face latérale droite.
2	(465)	Canine supérieure droite brisée : a, face externe ; b, face interne.
3	(453)	Fragment de mandibule droite TYPE avec P_3-P_4 : a, face externe ; b, face interne.
4	(454)	Fragment de mandibule droite avec P_4-M_1, face externe.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

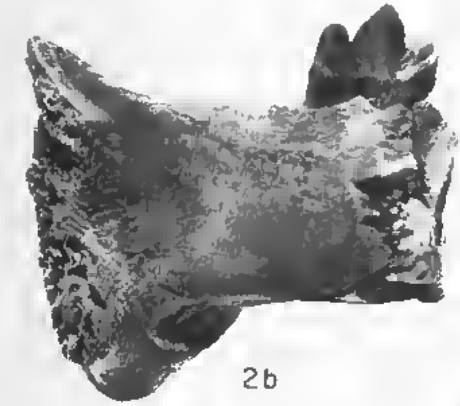
Planche XV

Sansanosmilus palmidens

Fig.	*Nos de catalogue*	
1	(452)	Crâne complet, vue supérieure.
2	(456)	Fragment de mandibule droite avec P_4 : a, face externe ; b, face interne ; c, vue occlusale.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

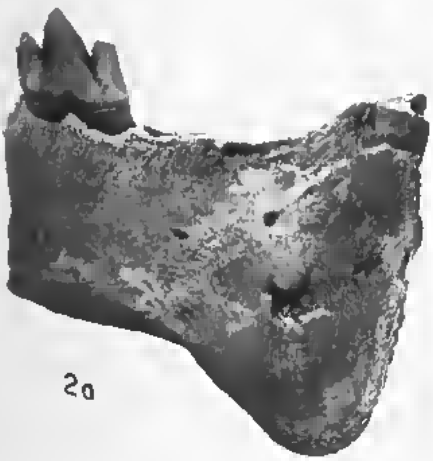
Source : MNHN, Paris



2b

1

2c



2a

CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN

Source : MNHN, Paris

Planche XVI

Paléobiologie

Pseudartos havaricus

Fig.	*Nos de catalogue*	
1	(823)	Cubitus gauche montrant une importante déformation à l'arrière, due à une morsure. On distingue les traces des dents, régulièrement alignées et dessinant une courbe en sens inverse que celle formée, vue de profil, par la déformation de la face postérieure. a, face externe ; b, face interne.

Hemicyon sansaniensis

2	(282)	Cinquième métacarpien gauche, face externe.

Plithocyon armagnacensis

3	(317)	Quatrième métatarsien gauche présentant, comme l'os précédent, une trace de profonde morsure sur la partie supérieure de la diaphyse. a, face externe ; b, face interne.

Ischyrictis zibethoides

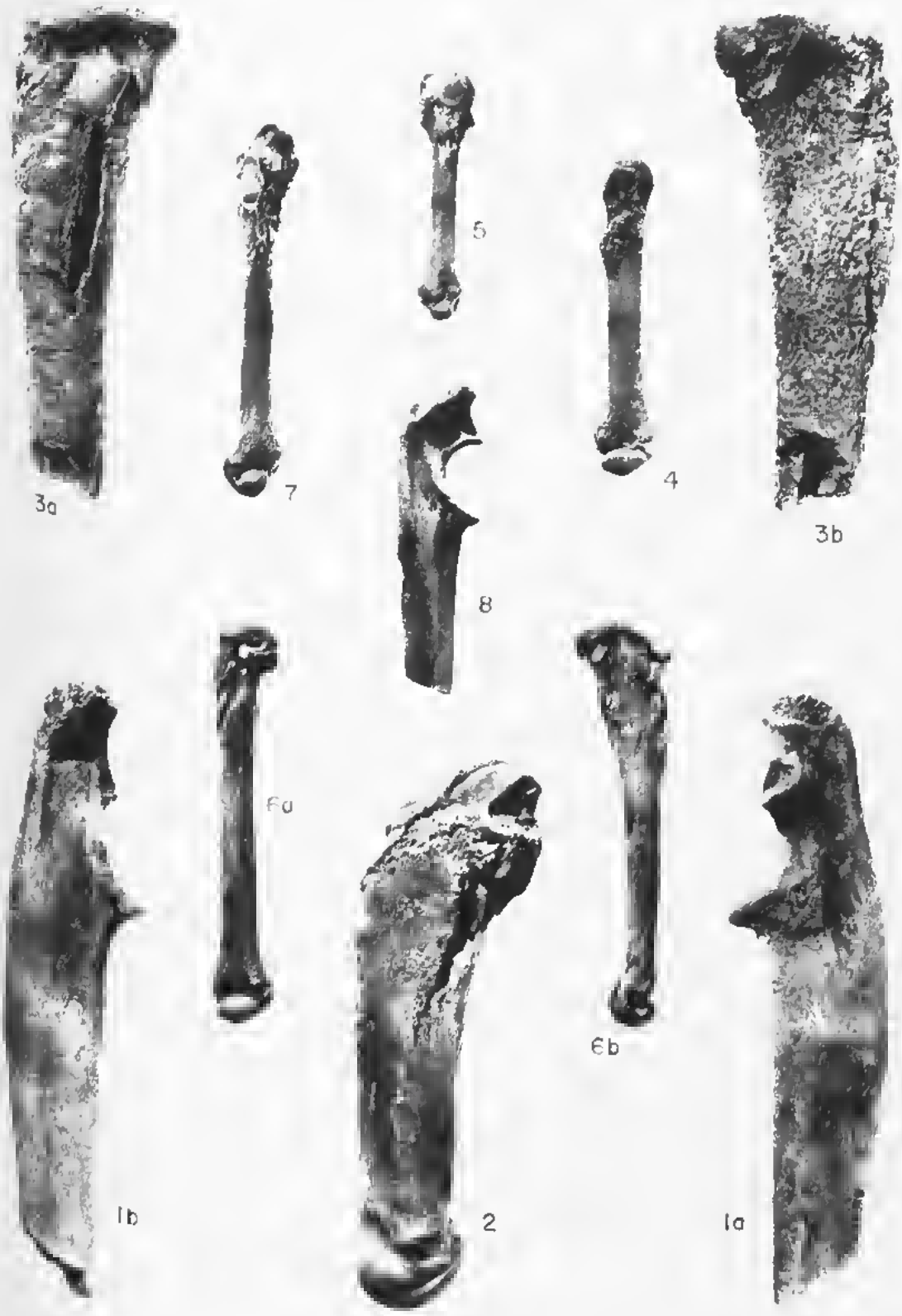
4	(404)	Quatrième métacarpien gauche, face antérieure.
5	(407)	Premier métatarsien gauche, du même sujet que le Mc IV précédent, face antérieure.
6	(408)	Quatrième métatarsien gauche, du même sujet que les métapodes précédents : a, face antérieure ; b, face interne.
7	(409)	Cinquième métatarsien gauche, du même sujet que les métapodes précédents, face antérieure. Ces quatre métapodes présentent des déformations pathologiques consécutives très probablement à une infection due à une profonde morsure visible sur Mt IV et Mt V.

Melidellavus leptorhynchus

8	(797)	Moitié proximale de cubitus gauche d'un jeune individu, face interne. La trace de morsure est bien visible à l'arrière.

Les échantillons de cette planche sont figurés en grandeur naturelle et appartiennent aux collections de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Source : MNHN, Paris



CARNIVORES MIOCÈNES DE SANSAN

Source : MNHN, Paris

Planche XVII

Amphicyon major

Insertions musculaires

1. — Humérus droit :

a, face antérieure ; *b*, face interne ; *c*, face postérieure.

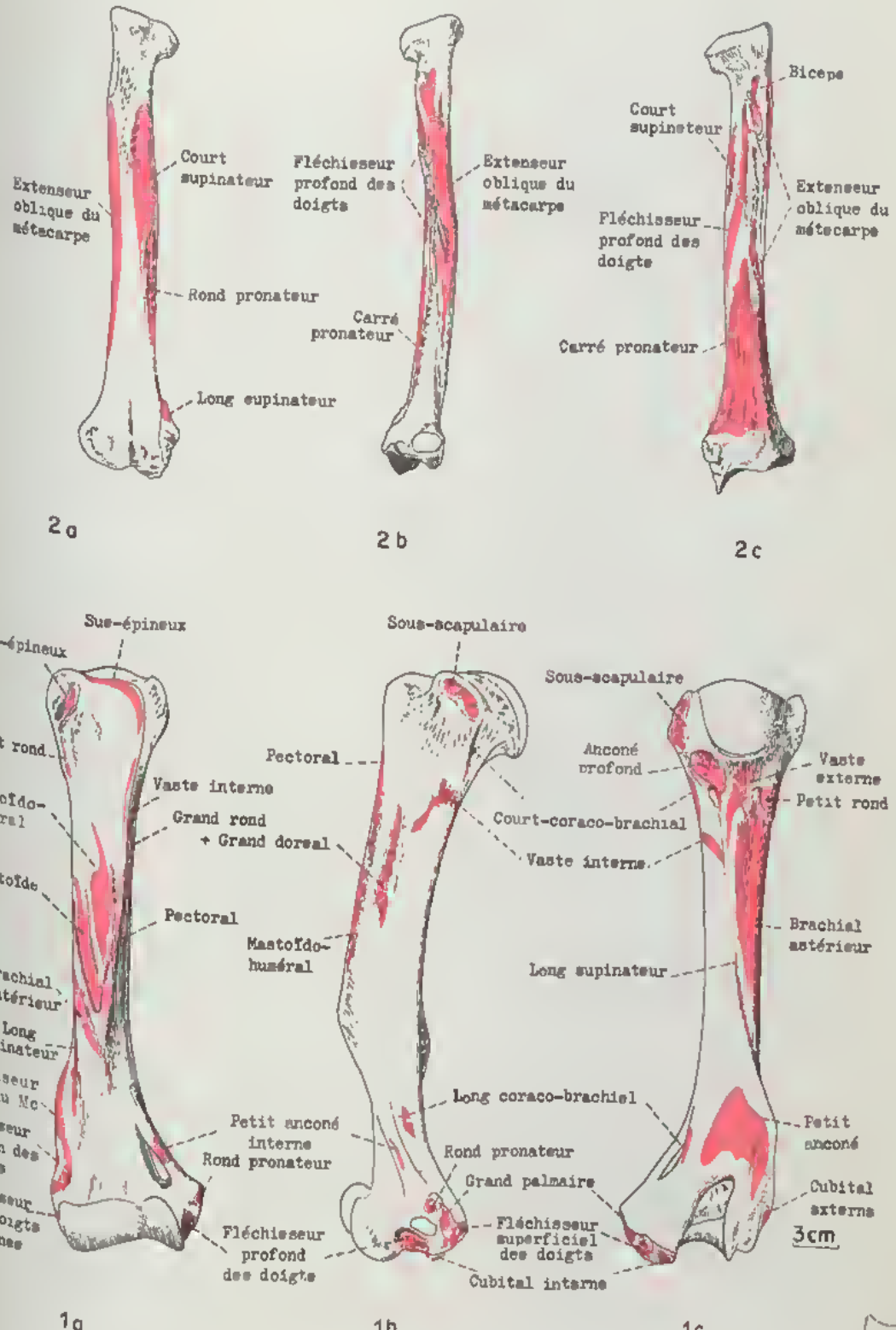
Mastoïdo-huméral.
Grand dorsal.
Pectoraux.
Sus-épineux.
Sous-épineux.
Deltoïde.
Petit rond.
Sous-scapulaire.
Grand rond.
Long coraco-brachial.
Court coraco-brachial.
Biceps brachial.
Brachial antérieur.
Anconé profond.
Vaste externe (= Anconé externe).
Vaste interne (= Anconé interne).
Petit anconé.
Petit anconé interne (= Epitrochléo-cubital).
Extenseur antérieur du métacarpe (= Extensor carpi radialis).
Extenseur commun des doigts (= Extenseur antérieur ou principal des phalanges).
Extenseur des doigts externes (= Extenseur latéral des phalanges).
Cubital externe (= Extensor carpi radialis).
Cubital interne (= Flexor carpi ulnaris).
Grand palmaire (= Flexor carpi radialis).
Fléchisseur superficiel (ou sublime) des doigts (= Perforé).
Fléchisseur profond des doigts (= Fléchisseur commun profond des phalanges = Perforant).
Long supinateur.
Court supinateur.
Rond pronateur.

2. — Radius droit :

a, face antérieure ; *b*, face externe ; *c*, face postérieure.

Biceps brachial.
Extenseur oblique du métacarpe (= Extensor ossis metacarpi pollicis).
Fléchisseur profond des doigts.
Long supinateur.
Court supinateur.
Rond pronateur.
Carré pronateur.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Planche XVIII

Amphicyon major

Insertions musculaires

1. — Humérus droit, face externe.

Mastoïdo-huméral.
Pectoraux.
Sous-épineux.
Deltoïde.
Petit rond.
Brachial antérieur.
Vaste externe.
Extenseur antérieur du métacarpe.
Extenseur des doigts externes.
Extenseur commun des doigts.
Cubital externe.
Long supinateur.
Court supinateur.

2. — Cubitus droit :

a, face externe ; *b*, face antérieure ; *c*, face interne.

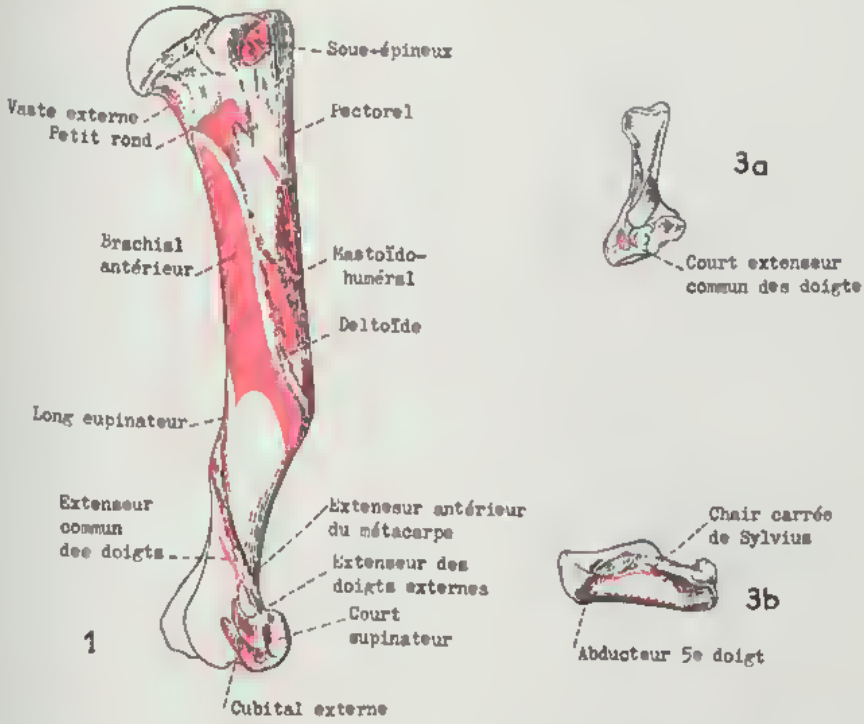
Brachial antérieur.
Clavo-brachial.
Long anconé.
Anconé profond.
Vaste externe.
Vaste interne.
Petit anconé.
Petit anconé interne.
Extenseur oblique du métacarpe.
Extenseur propre des doigts I et II.
Cubital interne.
Fléchisseur profond des doigts.
Carré pronateur.

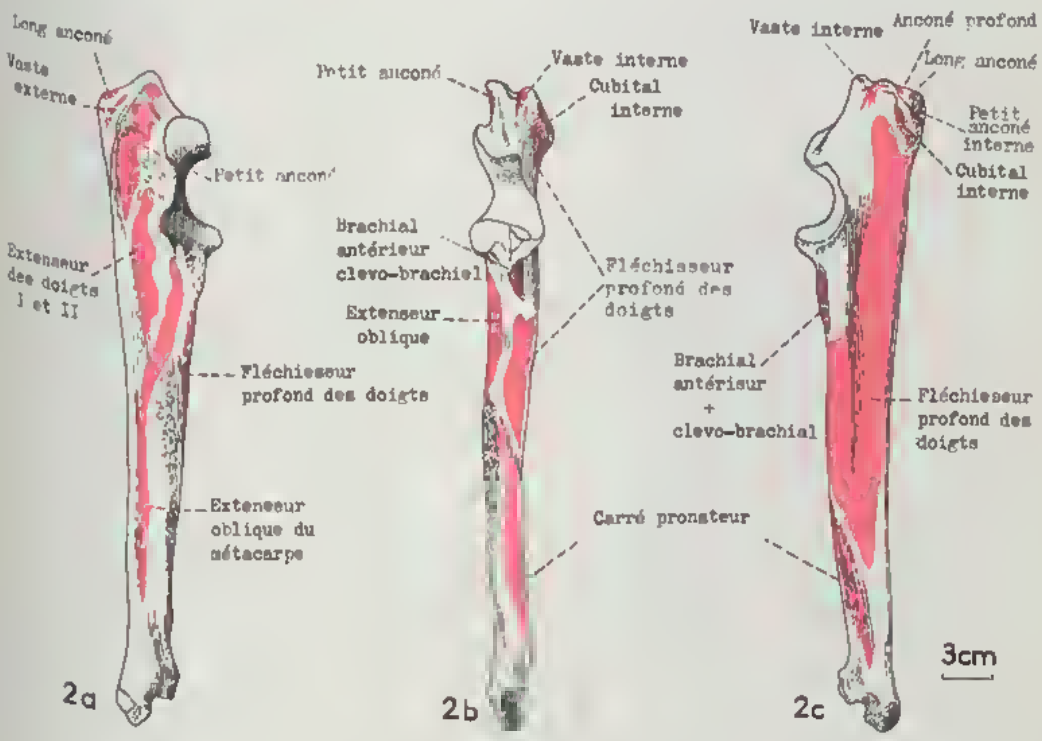
3 — Calcanéum droit :

a, face supérieure ; *b*, face externe.

Court extenseur commun des doigts (= Pédieux).
Chair carrée de Sylvius (= Accessoire du fléchisseur profond des phalanges).
Abducteur du cinquième doigt.

Source : MNHN, Paris





BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.
Source : MNHN, Paris

Planche XIX

Amphicyon major

Insertions musculaires

1. — Mandibule droite, face interne.

Temporal.
Ptérygoïde interne.
Digastrique.
Génio-hyoïdien.
Génio-glosse.

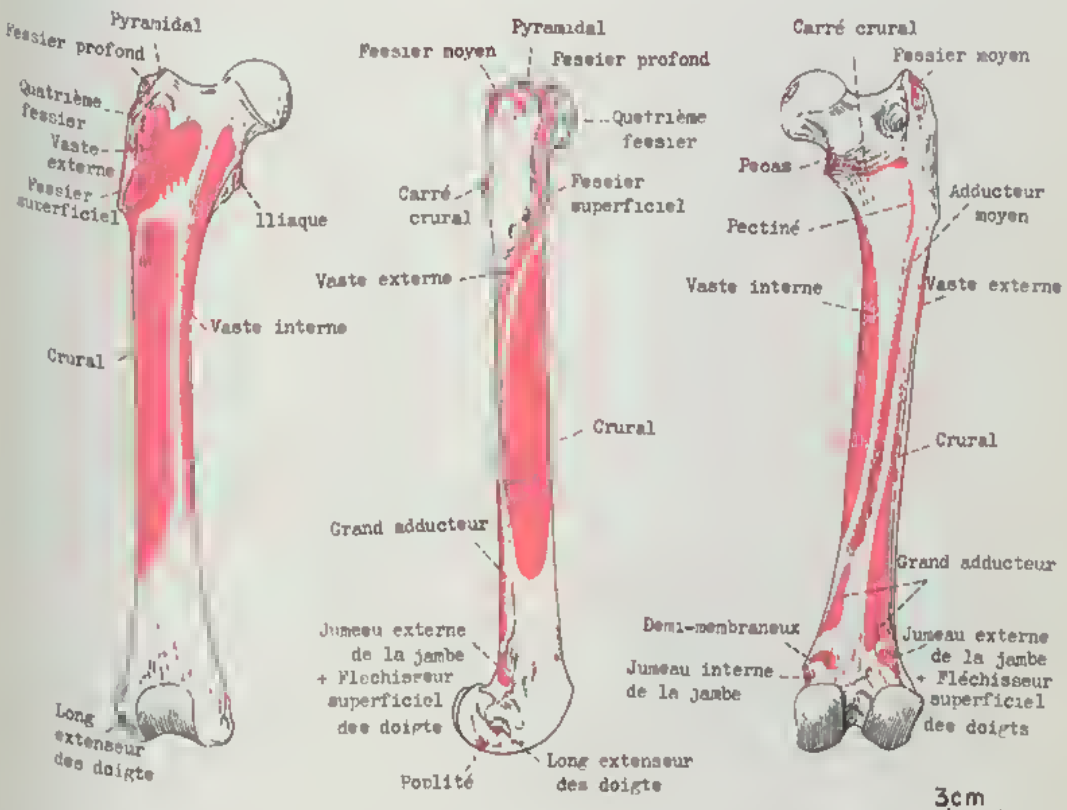
2. — Fémur droit :

a, face antérieure ; *b*, face externe ; *c*, face postérieure.

Iliaque.
Psoas.
Fessier superficiel (= Gluteus maximus).
Fessier moyen (= Gluteus medius).
Fessier profond (= Gluteus minimus).
Quatrième fessier (= Scansorius = Accessoire du fessier profond = Gluteus quartus).
Pyramidal (= Piriforme).
Carré crural (= Quadratus femoris).
Vaste externe.
Vaste interne.
Crural.
Demi-membraneux.
Pectiné.
Adducteur moyen.
Grand adducteur (= Adducteur externe).
Long extenseur des phalanges (= Extenseur commun des doigts).
Jumeaux de la jambe.
Fléchisseur superficiel des doigts (= Perforé = Planto-perforé).
Poplité.

Source : MNHN, Paris

1



2a 2b 2c

Source : MNHN, Paris

Planche XX

Amphicyon major

Insertions musculaires

1. Mandibule droite, face externe.

   Buccinateur.
   Masséter antérieur.
   Masséter postérieur.
   Temporal.
   Digastrique.

2. Fémur droit, face interne.

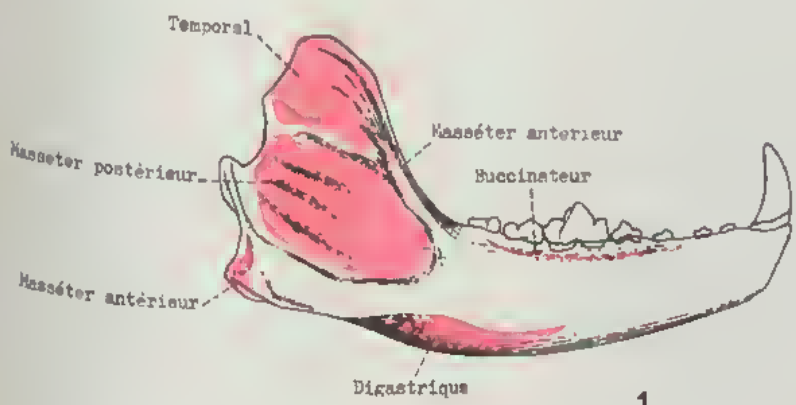
   Iliaque.
   Psoas.
   Obturateur externe.
   Obturateur interne.
   Jumeaux du bassin.
   Vaste interne.
   Crural.
   Demi-membraneux.
   Grand adducteur.
   Jumeau interne de la jambe.

3. Tibia droit :

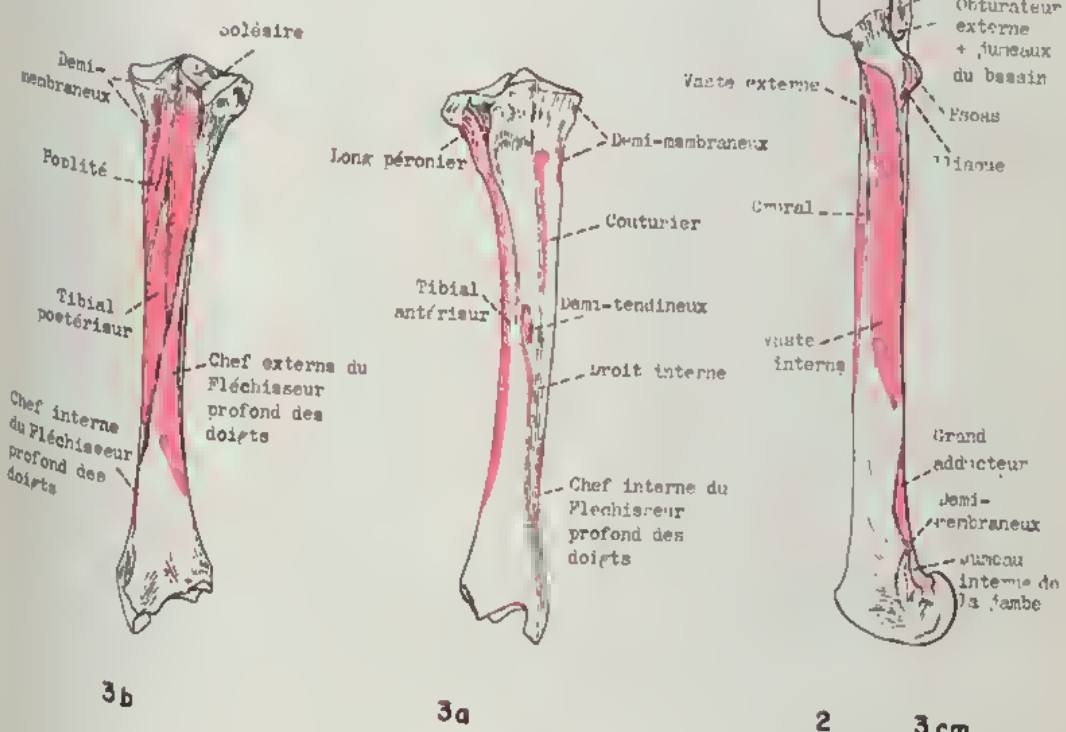
   a, face antérieure ; *b*, face postérieure.

   Demi-tendineux.
   Demi-membraneux.
   Couturier (= Sartorius).
   Droit interne (= Gracilis).
   Long péronier.
   Tibial antérieur.
   Soléaire.
   Poplité.
   Chef externe du fléchisseur profond des doigts (= Fléchisseur externe des phalanges - Chef externe du perforant).
   Chef interne du fléchisseur profond des doigts (= Fléchisseur interne des phalanges — Chef interne du perforant).
   Tibial postérieur.

Source : MNHN, Paris



1



3b 3a 2 3 cm

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NAT. Nº 7

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris